ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

СОДЕРЖАНИЕ тома XIV за 1935 г.

Алпатов В. В. К познанию изменчивости медоносной пчелы. III. Кубитальная ячейка на крыльях видов р. Apis и ее диагностическое и эволюционное значение. Вып. IV, 664.

Балинский Б. Труды Ин-та зоологии и биологии Всеукраинской академии наук. Вып. II, 410.

Барановская Т. Н. и Колосов А. М. Питание лисицы (Vulpes vulpes L.) Вып. III, 523.

Бартенев А. О понтийской фауне. Вып. IV, 702.

Беккер Э. Г. Челюстной аппарат паутинного клещика Tetranychus telarius (Z) и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком. Вып. IV, 637.

Библиографический список трудов академика Н. М. Кулагина, опубликованных до 1. III 1935 г. Вып. IV, 611.

Бирштейн Я. А. Материалы по географическому распространению водных животных СССР. Вып. IV, 749.

Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях. Вып. II, 243.

Гаузе Г. Ф. Закономерности массового размножения вредных насекомых. Вып. III, 413.

Гершензон С. М. Сродство гомологичных хромосом и его значение для некоторых вопросов оплодотворения и пола. Ч. II. Вып. I, 9.

Домбровский Б. Антиклиния у млекопитающих и ее функциональное освещение. Вып. I, 37.

Зенкевич Л. Проф. Догель Учебник зоологии беспозвоночных. Вып. III, 601.

Золотарев Е. Х. Условия существования и индивидуальная изменчивость у азиатской саранчи. Вып. IV, 722.

Иоганзен Б. Г. Морфолого-биологические особенности круглоротых Сибири. Вып. II, 353.

Иоганзен Б. Г. Морфолого-биологические особенности круглоротых Сибири (окончание). Вып. III, 501.

Калабухов Н. И. Анабиоз у животных при температуре ниже 0°. 2. Условия переохлаждения организма животных. Вып. I, 97.

INHALT. Band XIV. 1935

Alpatow W., Contribution to the study of variation in honey bee. III. The cubital cell on the wings of different forms of the g. Apis and its taxonomical and evolutionary significance. IV, 664.

Balinsky B. Travaux de l'institut de Zoologie et de Biologie de l'Académie des Sciences d'Ukraine. V. 1. Recherches sur l'ontogénie des animaux, № 7. II, 410.

Baranowskaja T. und Kolossow A. Die Nahrung des Fuchses (Vulpes vulpes L.). III, 523.

Barteneff A. Die Pontische Fauna. IV, 702.

Becker E. Die Mundwerkzeuge des Tetranychus telarius und deren Funktion in Beziehung zur chemischen Bekämpfung des letzten. IV, 637.

Birstein I. Zur Frage über die Herkunft der marinen Crustazeen in den Flüssen des Ponto-Kaspischen Bassins. IV, 749.

Charlemagne M. Die Steindrossel (Monticola saxatilis L). Relikt der Gebirgsfauna der Ukraine. III, 497.

Dombrowsky B Die Antiklinie bei den Säugetieren in funktioneller Beleuchtung. I, 37.

Gause G. Studies on the struggle for existence in mixed populations. II, 243.

Gause G. On the causes of the mass appearance of the insects. III. 413

Gerschensohn S. Affinität homologer Chromosomen und ihre Bedeutung für das Geschlechts- und Befruchtungsproblem. Teil II, 1, 9.

Fünfzig Jahre der wissenschaftlichen und pädagogischen Tätigkeit Prof. Dr. Kulagin N. — Ordentlichen Mitglied der Weissrussischen Akademie der Wissenschaft. IV, 607

Jakubowa F. Der Kampf ums Dasein bei der Schildlaus Chionaspis salicis L. IV,

Jakubowa F. Körpergrösse und Fruchtbarkeit der Schildlaus Lepidosaphesulmi L. IV,

Johansen B. Morphologische und biologische Besonderheiten der Sibirischen Neunaugen. II. 353. III, 501.

Kalabuchow N. «Anabiosis» in animals at temperature below 0°. 2. The conditions of undercooling of animal organism. I, 97.

Калабухов Н. И. Закономерность массового размножения мышевидных грызунов. Вып. II, 209.

Кириков С. В. Эколого-географический очерк южной оконечности Урала. Вып. I, 193.

Кириков. Эколого-географический очерк южной оконечности Урала (окончание). Вып. II, 551.

Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И. Материалы по генетике и селекции карпа. Вып. I, 45.

Комаров П. М. О типах промежуточных форм медоносной пчелы (Apis mellifera L.) 1. Материалы к полиморфизму общественных насекомых. Вып. I, 17 .

Косминский П. А. Исследования над интерсексуальностью непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.), Часть II, Морфологическое исследование интерсексуальных самцов. Вып. I, 113.

Косминский П. А. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.). Часть II. Морфологическое исследование интерсексуальных самцов (окончание). Вып. II, 2 1

Косминский П. А. и Варшавер Н. Б. Исследование над интерсексуальностью у непарного шелкопряда. Часть. III. Получение интерсексуальных изменений под влиянием температуры. Вып. III, 439.

Косминский П. А. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда (Lymatnria dispar L.). Часть IV. Общее заключение. Вып. IV. 621.

Красавцев Б. А. О питании травяной лягушки. Вып. III, 594.

Лаврехин Ф. А. К познанию изменчивости медоносной пчелы. II. Сравнительная биометрическая характеристика половых придатков трутней различных форм медоносной пчелы Apis mellifera. Вып. IV, 655.

Никольский Г. В. Материалы по ихтиофауне городских бассейнов Ветлуги и Вятки. Вып. I, 79.

Нуждин Н. И. Исследование одной нестойкой хромосомы у Drosophila melanogaster и вызываемой этой хромосомой мозаичности. Вып. II, 317

Парамонов С. Я. Эфиопского ли происхождения фауна южной подобласти Палеарктики (по Бартеневу)?. Вып. II, 397.

Пятидесятилетие научной и педагогической деятельности академика Н. М. Кулагина. Вып. IV, 607.

Рокицкий П. Синнот и Денн. Курс генетики. Вып III, 603.

Северцов А. Н. Академик. Модусы фюлэмбриогенеза. Вып. I, 1.

Северцов С. А. К познанию экологии размножения. Вып. II, 871.

Серебровская Р. И. Ускорение темпа селекции количественных признаков у Drosophila melanogaster действием рентгеновских лучей. Вып. III, 465.

Kalabuchow N. On the fluctuations in numbers of the mouse like rodents. II, 209.

Kirikoff S. Oekologie der Wirbeltiere der Cis- und Transural Gebietes in der südlichen Scheidungszone. I, 193.

Kirpichnikoff V. and Balkashina E. Materials to Genetics and Selection of the Carp. I, 45.

Komarow P. Beiträge zur Kenntnis des Polymorphismus der sozialen Insekten. Morphologische Untersuchungen der Uebergangsformen der Honigbiene (Apis mellifera L.) I, 171.

Kosminsky P. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. Morphologis he Untersuchungen der männlichen Intersexen. Teil I. I, 113. Teil II, II, 271.

Kosminsky P. und Warschawer N. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. Teil III. Auslösung intersexuel er Veränderungen durch Temperatureinwirkung. III, 439.

Kosminsky P. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. Allgemeine Schlussfolgerungen. IV, 621.

Krassawzew B. Uber die Nahrung von Rana temporaria temporaria L. III, 594.

Lavrechin Th. Contribution to the study of variation in honey bee. II. A comparative biometric characteristic of sexual appendages of the drones belonging to different forms of the g. Apis mellifera. IV, 655.

Nikolsky G. Materialen zu der Ichtyofauna der Burgen an der Wetluga und Wiatka. I, 79.

Noujdin N. An investigation of an unstable Chromosome in Drosophila Melanogaster and of the Mosaicism by it. II, 317.

Paramonow S. Ist das südliche Untergebiet der Paläarktis 3 (nach Bartenew) Aethiopischer Herkunft? II, 397.

Rokitsky P., Edmund W. Sinnot, and L. Dunn. Principles of Genetics. III, 603.

Sewertzoff A. Akademiker. Phylembryogenetische Modi. I, 1.

Sewertzoff S. Zur Frage der Vermehrungsbiologie der Tetraoniden im staatlichen Waldschutzgebiet Baschkiriens. II, 371.

Serebrovskaja R. Acceleration of the rate of quantitative characters in Drosophila melanogaster by the action of X-rays III, 465.

Смарагдова Н. П. Жаро- и холодостойкость некоторых амбарных вредителей в связи с температурными условиями их развития. Вып. IV.

Соколовская И. И. Опыты по гибридизации птиц. I. Сцепленные с полом признаки у гибридов между Cairina moschata и Anas platyrhyncha. II. Некоторые наследственные явления у гибридов между Cairina moschata и Anas platyrhyncha. Вып. III, 48

Скабло И. С. Влияние перемежающегося голодания на развитие гусениц лугового мотылька. Вып. I, 159.

Тереза С. И. К проблеме взаимоотношения щитовидной железы и женской половой системы. Вып. I, 19

Шапиро Н. Проф. Натали. Генетика. Вып. I, 207.

Шапиро Н. И. и Жолондзь Я. К вопросу о влиянии полной анестезии облучаемого объекта на частоту индуцируемой х-лучами мутабильности. Вып. II, 311.

Шарлемань М. Каменный дрозд. Реликт горной фауны на Украине. Вып. III, 497.

Шмальгаузен И. И. К вопросу о методике сравнит. анализа роста рыб (по поводу статьи Васнецова). Вып. IV, 802.

Шпет Г. И. К онтогенетическому анализу систематических отличий у прямокрылых насекомых. Вып. IV, 674.

Шпет Г. И. Диференцировка систематических признаков в онтогенезе байкальских бокоплавов. Вып. IV, 701.

Якубова Ф. Х. Борьба за существование у щитовки Chionaspis salicis L. Вып. IV, 712.

Якубова Ф. Х. Размер тела и плодовитость щитовки Lepidosaphes almi L. Вып. IV, 719.

Smaragdowa N. Heat and cold Resistance of the Grain Weevils and the Grain Mites in Relation to the Temperature of their Development. IV.

Sokolowskaja I. Ueber Hybridisationversuche an Vögeln. I Teil: Geschlechtsgebundene Merkmale bei Hybriden von Cairina moschata und Anas platyrhyncha. II Teil: Ueber einige hereditäre Erscheinungen bei Hybriden von Cairina moschata und Anas platyrhyncha. IV, 481.

Skoblo I. Influence of the intermittent starvation on the development of the larvae of Meadow-Moth. I, 159.

Schapiro N. Prof Nataly. Genetik. Lehrbuch für höhere Lehrschulen, Staatsverlag für Pädagogik, Moskau, 1934. I, 207.

Schapiro N. and Zolondz I. Data concerning the influence of complete anesthesia of the irradiated object on the frequency of mutations induced by X-rays. II, 311.

Schmalhausen I. Zur Frage über Methodik der vergleichenden Analyse des Wachstums der Fische (Bemerkungen zum Artikel von Wassnetzoff W.) IV, 802.

Spett G. Zur Phänogenetic der systematischen Unterschiede bei Geradflüglern. IV, 674.

Spett G. Formation of the Systematic Characters in the Ontogenesis of Baikal Gammarids. IV, 701.

Teresa S. On the problem of interrlation between the thyroid-gland and the feminine reproductive system. P. II. a III, 19.

Verzeichnis der wissenschaftlichen Werke von Prof. Dr. Kulagin N. (bis zum 1 Marz 1935). IV, 611.

Zenkewitsch L. Prof. Dogel W. Lehrbuch der Zoologie der Wirbellosen Tiere. III, 601.

Zolotarew E. Die Existenzbeziehungen und die Individuelle Variabilität der Wanderschnecke. IV,

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 ВЫП. 1

МОДУСЫ ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗА

Акад. А. Н. Северцов

Основная мысль теории филэмбриогенеза была впервые высказана в 1864 г. знаменитым немецким зоологом Фрицем Мюллером в его работе „Für Darwin". Судьба книги Мюллера несколько напоминает собой судьбу работы Менделя. В 1865 г. Мендель на основании своих исследований над скрещиванием гороха открыл главные законы наследственности. На его работу не обратили внимания, и только в начале XX века три ботаника—Корренс, Чермак и де Фриз—переоткрыли эти факты, легшие в основу современной теории наследственности, т. е. всего менделизма.

В работе Мюллера были высказаны две теории: одна из них, а именно теория рекапитуляции признаков взрослых предков в онтогенезе потомков, принятая почти тотчас после выхода работы Мюллера Э. Геккелем и формулированная им в его „Основном биогенетическом законе", легла в основу „Общей морфологии" („Generelle Morphologie") Геккеля, т. е. всего родословного древа животного царства, возбудила большое количество споров и возражений и получила мировую известность. Другая его теория не была замечена современниками-эволюционистами, была забыта в течение 40 с лишком лет и только после смерти Мюллера была вновь переоткрыта на основании собственных исследований двумя учеными, англичанином Сэджвиком и русским А. Н. Северцовым, независимо друг от друга. Основная мысль этой теории заключалась в том, что эволюция животных происходит не суммированием наследственных индивидуальных вариаций взрослых животных, как думали Дарвин, Геккель, Вейсман и их преемники, но путем изменения всего хода эмбрионального развития эволюирующих животных. Сэджвик высказал свои взгляды в речи, произнесенной на столетнем юбилее дня рождения Дарвина в Кэмбриджском университете в 1910 г., я—в речи, произнесенной на общем собрании Всероссийского съезда естествоиспытателей и врачей в январе 1910 г. Сэджвик ограничился коротким Essay[1], на которое его соотечественники мало обратили внимания; только его ученик Гарстанг продолжал разработку его своеобразных и оригинальных мыслей. Затем к тем же выводам пришли англичанин Г. Р. де Бэр и немцы А. Нэф, В. Франц и Е. Наук, которые их формулировали в коротких статьях.

[1] В юбилейном сборнике „Darwin and modern Science" ed. by A. G. Seward Cambridge, 1910.

Я пошел несколько иным путем: на основании собственных специально на этот предмет направленных исследований соответственно подобранного эмбриологического материала я стал разрабатывать мысль Мюллера, и мне удалось превратить ее в довольно подробно разработанную теорию, которую я назвал теорией филэмбриогенеза, т. е. „эволюции путем изменения хода эмбрионального развития".

Мюллер нашел, что филогенетические изменения происходят двумя способами, или по выражению Франца модусами: надставкой стадий и девиацией. Мюллер не дал названий для способов изменения хода эмбрионального развития, которыми совершаются филогенетические изменения; названия способов надставки и девиации приняты нами впоследствии. У Мюллера дано лишь короткое определение этих способов развития: „Таким образом потомство достигает нового предельного состояния, или уклоняясь рано или поздно в сторону уже на пути к приобретению родительской формы или выполняя данный путь без уклонения в сторону, с тем чтобы вместо остановки пойти потом дальше". Здесь мы имеем девиацию или уклонение на средних стадиях или надставку конечных стадий. Уже у Мюллера отмечено, что при втором способе (надставках стадий) происходят рекапитуляции, которыми так широко воспользовался Э. Геккель.

В моих первых работах[1] по эволюции путем изменения хода эмбрионального развития я к двум способам Мюллера прибавил третий, а именно изменение начальных стадий эмбрионального развития органов, или архаллаксис. В последующих работах[2] мне удалось к ним прибавить еще два отрицательных способа филэмбриогенеза, а именно рудиментацию и афанизию, т. е. модусы редукции органов. Таким образом два способа эволюции Мюллера при дальнейшей разработке превратились в пять.

Б. С. Матвеев в своей работе 1932 г. об эволюции кожных покровов позвоночных[3] дал перечисление модусов филэмбриогенеза и приводит их уже семь: 1) надставка стадий (анаболия); 2) отклонение в пути развития (девиация); 3) изменение начальных стадий или архаллаксис (Северцов); 4) выпадение конечных стадий развития, или аббревиация, или отрицательная анаболия (Северцов); 5) выпадение средних стадий развития, или аккцелерация (Матвеев); 6) выпадение начальных стадий развития, или отрицательный архаллаксис (Северцов); 7) сдвигание во времени закладки, или гетерохрония[4].

Мы видим таким образом, что при дальнейшей разработке теории филэмбриогенеза число способов (модусов) филогенетических изменений органов возросло от 2 до 7. Исследовательская работа последних 2 лет показала, что мы еще далеко не покончили с разработкой этой теории.

В самое последнее время я снова принялся на основании новых фактических данных за пересмотр модусов филэмбриогенеза и увидал, что число их снова увеличилось, причем едва ли можно сказать,

---

[1] Северцов А. Н., Эмбриология и эволюция, Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей, Москва, 1910.

Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Киев, 1912.

[2] Sewertzoff A. N., Über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und Phylogenese der Tiere, Jen. Zeitschr., Bd. 63, 1927.

Sewertzoff A. N., Studien über die Reduction der Organe der Wirbeltiere, Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 53, 1931.

Sewertzoff A. N., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931.

[3] Матвеев Б. С., Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений, Зоол. журнал, т. XI, 1932.

[4] Т. е. изменение в темпе развития, которое может заключаться: а) в более ранней закладке и б) в более поздней закладке.

что это число окончательное. Здесь первую группу филогенетических изменений представляют собой изменения, связанные с неравномерным ростом и размножением клеток, причем можно различить два основных типа изменений: 1) когда неравномерно размножающиеся клетки остаются вместе, образуя одну группу клеток, связанных друг с другом, т. е. зачаток органа или ткани, и 2) когда в конце развития начинается изменение строения тела клеток, сопровождаемое ростом самих клеток (удлинение, рост в ширину и т. д.), т. е. гистогенез, который либо заканчивается с возрастом (нервные клетки, мускульные волокна и т. п.) либо продолжается неопределенно долгое время (эпителиальные клетки).

Кроме того мы должны отметить странствования и переселения клеток и групп клеток организма, которые, переместившись на новое место, дают начало новому зачатку и претерпевают в конце своего развития гистологические изменения. Этот способ странствования или переселения клеток встречается очень часто и должен быть признан одним из самых распространенных способов первичных филэмбриогенезов. Так, при развитии парных конечностей рептилий я наблюдал, что из каждой мускульной почки передней конечности в зачаток свободной конечности направляется два потока мезенхимных клеток: дорзальный, из которого образуется зачаток дорзальной мускулатуры свободной конечности, и вентральный, дающий начало ее вентральному зачатку. Вопрос о том, как объяснить целесообразное направление этих потоков клеток, очень труден. Совершенно так же трудно объяснить целесообразную закономерность темпов деления эмбриональных клеток. Может быть некоторый намек на объяснение можно искать в явлениях хемотропизма, при которых одноклеточные животные организмы и эмбриональные клетки странствуют по направлению к источнику химического раздражения. По всей вероятности при заимствовании тканей, описанном Матвеевым, при переселении клеток из одного зачатка в другой происходит странствование клеток. Какой раздражитель определяет направление потока из редуцирующегося зачатка в зачаток развивающегося прогрессивно органа, — мы не знаем. Эти способы изменения являются очень общими и основными и мы должны их причислить к первичным способам филэмбриогенеза. Такого рода изменений мы насчитываем три: неравномерный рост, странствование и гистогенез.

Из других способов, или модусов, эмбрионального изменения мы до сих пор ознакомились с положительными способами, при которых происходит усиление величины и функции изменяющихся органов. Наши исследования над редукцией органов показывают, что этим трем способам положительной эволюции соответствуют три модуса отрицательной эволюции, т. е. редукции органов: отрицательная анаболия, отрицательная девиация и отрицательный архаллаксис. Первые два модуса соответствуют способу, который мы в нашей работе о редукции конечностей у безногих рептилий обозначили термином афанизии, последний модус соответствует так называемой рудиментации органов.

Действительно при афанизии мы видим, что орган (зубы осетровых рыб, хвост головастиков и т. п.) доразвивается до более или менее поздней стадии эмбрионального или личиночного развития, а затем быстро редуцируется. Можно думать, что редукция зубов осетровых рыб произошла по модусу отрицательной девиации на поздних стадиях онтогенеза, а редукция спинных мускулов у черепах—по модусу отрицательной девиации на средних стадиях развития.

Нами было также указано, что одним из модусов филэмбриогенеза является изменение времени развития эмбриональных зачатков. Зачаток органа предков у потомков может заложиться на более ранней или на более поздней стадии развития, чем у предков (аккцелерация или ретардация хода эмбрионального развития). Примером более ранней закладки зачатков является более ранняя закладка крупных чешуй туловища осетровых рыб, т. е. чешуй непарного дорзального ряда, а также верхнего и нижнего боковых рядов (жучки). Мы нашли, что эти чешуи закладываются значительно раньше мелких чешуй туловища, лежащих между ними. Несомненно, что этот модус есть модус вторичного изменения хода эволюции. Весьма вероятно, что костные чешуи осетровых рыб возникли как новообразования путем архаллаксиса: результат этой более ранней закладки становится ясен, если мы проследим за их развитием на более поздних стадиях онтогенеза: они растут в определенном направлении в величину, на них появляются в определенном порядке характерные бугорки (скульптура чешуй и т. д.) и они сильно увеличиваются в размерах. На основании дальнейшего хода развития зачатков, заложившихся по способу вторичного архаллаксиса, т. е. на основании развития на них рекапитуляций, мы имеем все основания признать, что, заложившись способом архаллаксиса, они при своем дальнейшем развитии эволюировали по модусу надставок стадий, т. е. вторичной анаболии.

К тому же выводу мы пришли при изучении развития брюшных плавников костных ганоидов и костистых рыб[1]: мы имеем полное основание думать, что изменение хода эмбрионального развития, т. е. выпадения метамерной закладки базиптеригия, изменение положения оси хрящевого плавника (базиптеригия), изменение положения плавниковых лучей и лепидотрихий и т. д. произошли по модусу архаллаксиса; дальнейшая эволюция шла по модусу анаболии. И здесь и в предыдущем примере мы видим весьма интересную комбинацию двух способов филогенетического изменения: процесс, начавшийся одним способом, естественно продолжается другим. Это показывает, что принципиальной разницы между различными модусами филогенетического изменения не существует.

Возвращаясь к изменениям, происходящим по способу гетерохронии, отметим, что мелкие чешуи образуются значительно позднее крупных, причем темп роста у них повидимому тот же, что и у крупных чешуй, так что они заканчивают свое развитие одновременно и разница в размерах мелких и крупных чешуй сохраняется и во взрослом состоянии. Здесь более ранняя и более поздняя закладка чешуй, т. е. гетерохрония, произошла путем архаллаксиса.

Итак, мелкие чешуи туловища осетровых рыб закладываются значительно позднее крупных чешуй (жучков). Теперь приходится поставить вопрос о том, увеличивается ли число их в течение филогенеза.

Если подсчитать число мелких чешуй, приходящихся на одну крупную, то окажется, что число мелких значительно больше, так что на первый взгляд кажется ясным, что число мелких чешуй значительно возросло. Но при этом надо принять в соображение, что мы имеем здесь два шедших параллельно друг другу процесса и что увеличение числа мелких чешуй может быть только кажущееся, зависящее токько от роста и изменения формы (образования отростков и т. д.) крупных чешуй продольных рядов.

---

[1] Sewertzoff A. N., Evolution der Bauchflossen der Fische, Zoologische Jahrbücher (Abt. f. Anat.), Bd. 58, H. 3, 1934.

Мы имеем полное основание принять, что чешуи предков осетровых рыб, у которых начались изменения по описанному нами способу гетерохронии, начали изменяться на стадии филогенеза, когда все чешуи тела животного имели правильно ромбическую форму и сравнительно небольшую величину. Мы знаем, что такую форму у ганоидов имеют чешуи хвоста, тесно прилегающие друг к другу.

При подсчете оказывается, что на каждую ромбическую чешую хвостовой области Acipenser stellatus приходится 3—4 мелких чешуйки. Так как ромбические чешуи туловища крупнее чешуй хвостовой области, то можно думать, что каждой туловищной чешуе соответствовало большое число мелких чешуй, т. е., что при превращении ромбических чешуй туловищной области в мелкие чешуйки общее число зачатков чешуй увеличилось, т. е. что вследствие более поздней закладки число зачатков чешуй возросло. Это приводит нас к выводу, что уменьшение величины ромбических чешуй у предков осетровых рыб было не явлением редукции, как это многие думают, но полезным приспособлением.

Мы имеем основание предполагать, что другие виды гетерохронии, например явления неотении, должны быть рассматриваемы с той же точки зрения, т. е. как приспособления к особым условиям существования. Если мы обратимся к хорошо нам известному примеру неотении у переннибранхиат, то увидим, что здесь неотения является способом, посредством которого предки наземных хвостатых амфибий вторично перешли к водному образу жизни. Этот переход произошел совершенно иным способом, чем переход наземных предков водных млекопитающих к водной среде.

У предков наземных хвостатых амфибий были два периода индивидуальной жизни, а именно: период молодости, в течение которого личинки наземных Urodela обитали в воде, и период взрослого состояния, во время которого половозрелые животные жили на суше. Неизвестное нам изменение условий существования (может быть конкуренция с другими стегоцефалами за добычу, служившую пищей взрослым формам) привело взрослых предков переннибранхиат к обратному переходу в водную среду: этот переход был достигнут тем, что период метаморфоза, т. е. дегенерация личиночных органов, приспособленных к водной жизни, был задержан, т. е. стал происходить позднее (ретардация), так что период водной жизни постепенно стал длиннее, а период жизни на суше короче. Мы не знаем, произошла ли здесь акцелерация развития половых желез, но наступило время, когда ретардация дегенерации личиночных органов, приспособленных к жизни в водной среде, стала наступать так поздно, что период размножения стал происходить уже у личинок, еще живших в воде: животные начали размножаться в воде, сохраняя при этом свои личиночные признаки. Siredon pisciformis — аксолотль — повидимому остановился именно на этой стадии эволюции: обыкновенно он живет и размножается в водной среде, но у некоторых экземпляров наступает метаморфоз, и они превращаются в амблистом с признаками наземных саламандрит. Другие переннибранхиаты повидимому уже прошли эту стадию эволюции и в настоящее время и при нормальных условиях жизни у них превращения в наземную форму уже не наступает (протей, Menobranchus, Siren). Мы видим, что у переннибранхиат неотения, т. е. появление гетерохронии в развитии половых органов и органов водной жизни (жабры, хвост в виде плавника), есть приспособление к переходу из наземной среды обратно в водную.

У водных млекопитающих этот переход был достигнут другим способом, а именно тем, что строение их органов движения сильно изменилось путем смены функций: наземные конечности превратились в ласты и т. д. Их органы дыхания и половые органы не претерпели принципиальных изменений строения и функции: вся разница между наземными и водными млекопитающими свелась к тому, что последние приобрели способность глубоко нырять и долго оставаться под водой.

Очень мало понятным является следующий найденный нами модус филогенетического изменения, а именно способ периодического изменения хода развития органов.

Чтобы ход этого рода изменений стал ясен читателю, возьмем в качестве примера развитие рогов оленей. Известно, что молодой олень родится безрогим; в течение первого года на лобных костях развиваются прямые костные отростки без разветвлений (первое поколение оленьих рогов). На следующий год у основания костного стержня, между ним и лобной костью черепа, образуется полость, выполненная тканью паренхимы надкостницы и кровеносными сосудами; полость эта постепенно увеличивается и наконец костный стержень отваливается. Над образовавшейся ранкой разрастается кожа головы и закрывает ее. Весной следующего года на том же месте из надкостницы вырастает паренхимный зачаток рога следующего года, но он развивается несколько иначе, чем предыдущий отпавший рог. На мезенхимном стержне, пронизанном кровеносными сосудами, образуется направленный вперед от стержня костный отросток — так называемый глазничный отросток.

Мы видим таким образом, что онтогенетическое развитие зачатка второго поколения рогов идет в несколько другом направлении, чем развитие рогов первого поколения той же особи. Это изменение направления развития повторяется и в каждом следующем году, благодаря чему образуются новые дополнительные костные отростки рогов оленей при каждой периодической смене рогов. Мы здесь имеем новый способ эволюции, при котором на некоторой стадии развития появляется зачаток нового органа (дополнительный отросток), который некоторое время растет в определенном направлении, затем рог с одним, двумя, тремя и т. д. отростками отпадает почти вполне, а из ничтожной оставшейся части (остатка основания рога) вырастает новый зачаток, подобный прежним зачаткам, но с новой потенцией роста на конце.

Мы можем изобразить этот способ эволюции следующей диаграммой:

$$a_1 \longrightarrow a_2 \longrightarrow 0$$
$$a_1^{I} \longrightarrow a_2^{I} \longrightarrow a_3^{I} \longrightarrow 0$$
$$a_1^{II} \longrightarrow a_2^{II} \longrightarrow a_3^{II} \longrightarrow a_4^{II} \longrightarrow 0$$
$$a_1^{III} \longrightarrow a_2^{III} \longrightarrow a_3^{III} \longrightarrow a_4^{III} \longrightarrow a_5^{III} \longrightarrow 0$$

Предположим, что a_1 символически изображает еще мезенхимный зачаток стержня рога, появившийся на лобной кости, а тогда a_2 будет изображать выросший из него прямой стержень, который на следующей стадии развития отваливается (0). На второй год зачаток a_1 несколько изменился, т. е. превратился в зачаток a_1^{I} с несколько иной потенцией роста; благодаря этому изменению, развиваясь дальше, он превратился не в a_2, а в a_2^{I}, т. е. на нем развивается глазничный отросток; затем рог снова отваливается (0). Еще через год зачаток a_1 превращается в a_1^{II}, и благодаря этому изменению из него развивается рог с двумя отростками, который снова отваливается (0), и т. д.

На нашей диаграмме ряд филогенетических изменений представлен рядом $a_1 \longrightarrow a_1^{I} \longrightarrow a_1^{II} \longrightarrow$ и т. д., а ряд изменений в течение каждого периода роста рогов рядами $a_1 \longrightarrow a_2 \longrightarrow 0$, $a_1^{I} \longrightarrow a_2^{I} \longrightarrow a_3^{I} \longrightarrow 0$, $a_1^{II} \longrightarrow a_2^{II} \longrightarrow a_3^{II} \longrightarrow a_4^{II} \longrightarrow 0$ и т. д. Мы можем таким образом сказать, что каждый горизонтальный ряд отличается от предыдущего ряда появлением в начале ряда новой мутации: способности (потенции) роста, т. е. нового архаллаксиса (a_1^{I}, a_1^{II}, a_1^{III}). Дальнейший рост рогов данного поколения данной особи идет повидимому по способу надставок стадии (a_1, a_2, a_3, a_4).

Мы видим, что этот способ филогенеза представляет собой как бы комбинацию двух модусов филогенетического развития, а именно архаллаксиса и анаболии. Последовательные архаллаксисы при этом возникают не у разных животных (потомки-предки), а у одного животного, и не в разных органах, а в одном и том же органе в последовательные периоды жизни.

У ракообразных и насекомых этот способ филэмбриогенеза встречается чаще, чем у позвоночных, и повидимому играет бо́льшую роль, особенно при эволюции их наружного скелета, чем у позвоночных. По этому способу развивался например весь хитиновый скелет ракообразных и насекомых. Так, мы знаем, что у молодых раков тело покрыто тонким слоем хитина, который представляет собой выделение (может быть и преобразование) наружного слоя эпидермиса. Через год слой хитина со своими добавочными образованиями, т. е. скульптурой и хитиновыми частями органов высших чувств, отпадает (первая линька) и заменяется новым слоем хитина, который образуется из того же эпидермического зачатка и который дает начало всем отпавшим в течение первой линьки органам. Этот новый слой будет толще первого слоя и вследствие роста органов больше его по размерам.

Здесь, так же как и при развитии рогов оленей, мы имеем эмбриональный зачаток органа, потенция которого изменяется периодически каждой весной (после линьки) и из которого скачками развиваются все новые и новые слои хитина с новой скульптурой и с новыми придаточными частями органов чувств. Мы имеем основание предположить, что у членистоногих этот модус является несомненно очень древним модусом развития, более примитивным, чем у оленей, так как здесь мы не находим или вернее мало находим надставок стадий: слой хитина после линьки не растет в толщину.

Резюмируя наши выводы относительно перечисленных нами модусов филэмбриогенеза, мы видим, что со времени Ф. Мюллера число их сильно увеличилось. Мюллер нашел таких модусов 2, теперь их найдено уже 12, причем честь открытия большинства новых модусов принадлежит русским морфологам.

Известные нам в настоящее время модусы могут быть выражены следующей таблицей.

Модусы филэмбриогенеза

1. Неравномерное размножение клеток.
2. Переселение клеток.
3. Гистологические изменения клеток (гистогенез).
4. Надставки конечных стадий онтогенетического развития (анаболия).
5. Девиация хода эмбрионального развития.
6. Изменение начальных стадий онтогенеза (архаллаксис).
7. Отрицательная анаболия — афанизия на поздних стадиях онтогенетического развития.
8. Отрицательная девиация — афанизия на средних стадиях онтогенетического развития.

9. Отрицательный архаллаксис — рудиментация.
10. Более ранние закладки органов.
11. Более поздние закладки органов.
12. Периодическое изменение хода онтогенеза.

В нашей короткой статье мы дали лишь простое перечисление модусов филэмбриогенеза. Очень легко дать их грубую классификацию. Так, группы 1 и 2 представляют собой способы изменения числа клеток эволюирующих организмов, группы 3—9 представляют собой способы изменения стадий развития (положительные и отрицательные изменения филогенеза), группы 10 и 11 являются способами гетерохронии, наконец группа 12 есть периодическое изменение хода филогенеза.

Дать рациональную классификацию этих изменений гораздо труднее, и я откладываю разбор этого вопроса до более позднего времени.

Мы до сих пор шли по пути морфологии и дали очень короткий очерк, заключающий в себе лишь простой перечень способов филэмбриогенеза, к которым могут притти эмбриолог и сравнительный анатом на основании своих исследований. Идя по этому пути, морфолог может в будущем открыть еще несколько новых модусов филэмбриогенеза и дать рациональную классификацию их, но конечно он должен сознавать, что его теория есть только первое приближение к полной теории способов эволюции. Этой полной теории у нас в настоящее время еще нет, и мы можем только догадываться о том, как она будет создана. Нам думается, что в ближайшее время на основании наших исследований к созданию такой теории должны будут подойти, базируясь на своих исследованиях, экологи, генетики и механики развития. Созданная ими теория будет вероятно вторым приближением к полной теории эволюции. Когда это будет, мы еще пока не знаем, ибо работы в этих направлениях еще только начинаются и результатов пока еще не дали.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1

СРОДСТВО ГОМОЛОГИЧНЫХ ХРОМОСОМ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ВОПРОСОВ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ И ПОЛА

Часть II

С. М. Гершензон

(Генетическая лаборатория Научно-исследовательского института зоологии МГУ)

I

Приведенная нами в первой части настоящей статьи аргументация в пользу роли, играемой в оплодотворении сродством ядерных элементов, основывалась главным образом на разборе имеющегося в этой области фактического материала. Необходимо перейти теперь к рассмотрению и проверке выдвигаемой гипотезы в свете теории полового размножения. При этом мы не будем останавливаться на более старых и в настоящее время уже оставленных воззрениях и сосредоточим внимание только на общих теориях полового процесса, пользующихся хотя бы частичным признанием среди современных биологов.

Первая из них, теория амфимиксиса, объясняет существование полового процесса теми преимуществами в борьбе за существование, которыми располагают организмы, размножающиеся перекрестным оплодотворением. Бесспорно, что огромное повышение комбинативной изменчивости в результате амфимиксиса чрезвычайно расширяет поле деятельности отбора и является адаптивным свойством, играющим крупную роль в эволюции многих групп организмов. Особенно ясным это положение становится в свете современной генетики, подробно разработавшей теорию комбинативной изменчивости и выявившей значение рекомбинации генов для эволюционного процесса. В этом отношении особенно выдающуюся роль сыграли работы генетиков-эволюционистов, появившиеся за последние годы, в частности работы Фишера, Хольдэна, Райта и Меллера, которые углубили и математически разработали генетическую теорию амфимиксиса, доказав бесспорность эволюционных преимуществ перекрестного оплодотворения. Неудивительно поэтому, что наиболее активные сторонники теории амфимиксиса как общей теории пола находятся в настоящее время именно среди генетиков (Меллер, 1931, Дарлингтон, 1932).

Однако, отдавая должное селекционному значению амфимиксиса, необходимо учитывать, что теория амфимиксиса, давая очень многое для выяснения эволюции различных форм перекрестного оплодотво-

рения, совершенно не в состоянии объяснить возникновения и развития наиболее ранних стадий полового размножения. Изучение половых процессов Protozoa и особенно низших растений показывает, что у истоков эволюции половых процессов последние не только далеко не всегда являются амфимиктическими, но что, напротив, именно для этих организмов типичным является широкое распространение автомиктического полового размножения. Целые группы низших растений и Protozoa, притом группы, в филогенетическом смысле стоящие на наиболее низких ступенях, характеризуются наличием у их представителей как облигатно-автомиктического, так и факультативно-амфимиктического размножения. Сравнительное изучение этих и других групп Thallophyta и Protozoa приводит к выводу, что амфимиксис является вторичной, более поздней формой полового процесса, развившейся из автомиксиса. Положение это заставляет большинство современных теоретиков полового размножения (Гартман, 1929; Книп, 1928; Майнкс, 1934), отдавая должное эволюционному значению амфимиксиса, совершенно обоснованно отказываться от принятия теории амфимиксиса в качестве общей теории пола. Так, Гартман (1928) пишет: „Несмотря на исключительное значение, которое имеет учение об амфимиксисе в биологии, оно несомненно не разрешает вопроса о причинах оплодотворения. Амфимиксис, или смешение зародышевых плазм, есть следствие процессов оплодотворения. Оно не позволяет судить вообще о причинах оплодотворения (а одно только каузальное объяснение есть естественно-научное объяснение). Не говоря уже об этих логических соображениях, и цитологические данные о развитии низших организмов не согласуются с амфимиксисом как учением об оплодотворении, ибо мы видим, как широко распространены автомиктические процессы. Существование их лишает амфимиксис всякого значения как общей гипотезы оплодотворения“.

Вторая гипотеза, предложенная для объяснения возникновения пола, была выдвинута Бючли и позднее развита Р. Гертвигом и особенно Мопà. Гипотеза эта основана на предположении, что оплодотворение физиологически безусловно необходимо для поддержания существования вида. По мнению сторонников этой гипотезы вегетативное размножение клеток приводит к их дегенерации и старению, оплодотворение же играет роль омолаживающего фактора. В настоящее время несомненно, что в такой абсолютной форме эта гипотеза совершенно неприемлема. Огромное число накопившихся наблюдений над апогамией у растений и над культурами тканей у животных, так же как и новые работы над простейшими, помещенными в оптимальные условия существования, заставляют признать, что половой процесс не является строго необходимым для поддержания жизни и что могут иметь место условия, когда он оказывается совершенно ненужным. Далее даже в тех случаях, когда половой процесс действительно играет некоторую омолаживающую роль (например у простейших, находящихся не в оптимальных условиях существования), удается показать, что этот положительный эфект может вовсе не быть связанным с оплодотворением. Так, Р. Гертвиг показал, что искусственно разделенные конъюганты инфузорий обнаруживают все признаки „омоложения“ даже в том случае, если разделение их было осуществлено еще до обмена микронуклеусами между ними, т. е. до того, как произошло собственно оплодотворение. Точно так же данные Вудрефф и Эрдмана по эндомиксису у той же группы организмов показывают, что этот процесс приводит к столь же благоприятным результатам (ускорение темпа деления и т. д.), как и конъюгация, хотя кариогамия при нем не имеет места. Таким образом гипотеза

Бючли—Мопà тоже не может рассматриваться как общая теория пола. Необходимо однако отметить, что несмотря на неприемлемость ее в целом она имеет ту положительную сторону, что правильно подчеркивает значение чисто физиологической роли полового процесса — момент, в высшей степени важный и не принимаемый в достаточной мере во внимание другими теориями полового размножения.

Третья гипотеза, гипотеза регуляции, выдвинутая Майнотом и Р. Гертвигом, также является в настоящее время устаревшей. Майнот приписывал явление старения организмов постепенному увеличению объема цитоплазмы по сравнению с ядром и прогрессивной перегрузке цитоплазмы продуктами диференциации клетки. Этому положению противодействуют оплодотворение и дробление, во время которых по мнению Майнота происходит обратный процесс — ядерное вещество быстро увеличивается в объеме, количество же цитоплазмы остается постоянным. Р. Гертвиг, а позднее Попов исходили из противоположных представлений и приписывали старение прогрессивному увеличению ядерного вещества по сравнению с цитоплазмой. Этому процессу, как они думали, противодействует выталкивание хромидий из ядра у простейших или ядерная перестройка у высших организмов, имеющие место в течение созревания и оплодотворения. Дальнейшие наблюдения показали, что могут быть приведены некоторые факты как в пользу одной, так и в пользу другой точки зрения, но большинство из этих наблюдений либо носит противоречивый характер (Годлевский, 1908; Эрдман, 1908, и др.) либо указывает на крайнюю изменчивость кариоплазматического отношения на различных стадиях онтогенеза у одного и того же организма (Конклин, 1912), лишая теорию регуляции всякой реальной основы.

Наибольший интерес представляет для нас гипотеза, впервые выдвинутая Бючли и особенно подробно развитая в целом ряде работ Гартманом. Гипотеза эта, получившая название гипотезы пола и принимаемая в настоящее время большинством биологов, исходит из того представления, что оплодотворение является результатом своеобразного „полового напряжения“, возникающего при образовании морфологически (или даже только физиологически) разнополых гамет или пронуклеусов.

Необходимо отметить, что, как правильно указывает Майнке, гипотеза эта является порочной уже с чисто логической стороны: половые процессы объясняются существованием изначально свойственного гаметам „полового напряжения“, направленного в мужскую или женскую сторону, т. е. по сути дела возникновение пола и половых процессов в конечном счете опять-таки оставляется без объяснения. Однако и помимо методологических соображений имеются веские основания для непринятия гипотезы пола в качестве общей теории полового размножения. Сюда прежде всего относятся случаи кариогамии между заведомо однополыми пронуклеусами, в отношении которых нельзя допустить существования даже физиологической раздельнополости (разобранные нами в первой части настоящей работы). Далее весьма важно и то обстоятельство, признаваемое и самим Гартманом (1929), что все известные в настоящее время различия между мужскими и женскими гаметами (величина, запасные материалы, подвижность, физиологические реакции и т. д.) ни в коей мере не дают права рассматривать какое-либо из этих морфологических или физиологических различий как единственно характерное или существенное. Каждый отдельный признак, по которому отличаются мужские и женские гаметы, выражен у различных форм в разной мере, и в конце концов оказывается, что имеются дру-

гие (часто родственные) формы, у которых он уже полностью отсутствует. Поскольку ни одному из признаков, отличающих мужские и женские гаметы, нельзя отдать предпочтения и каждый из них может отсутствовать, единственным установимым признаком полового сходства или различия остается в конце концов только способность гамет копулировать или не копулировать; иными словами мы должны отказаться от установления какой-либо границы, начиная с которой можно рассматривать копулирующие гаметы как действительно различные в половом отношении. Все это приводит ряд современных теоретиков пола (Книп, Майнкс) к выводу, что единственным признаком пола является наличие у гамет или сливающихся при оплодотворении особей каких-то факторов, обусловливающих возможность их копуляции („Kopulationsbedingende Faktoren"). Естественно, что при этом совершенно не обязательно приписывать этим факторам двойственную (мужскую или женскую) природу, как это делают сторонники гипотезы пола для своего „полового напряжения". Однако ни Книп ни его последователи не делают попытки вложить в понятие „факторов, обусловливающих копуляцию", какого-либо конкретного содержания, ограничиваясь лишь тем общим указанием, что причины существования этих факторов кроются вероятно в явлениях смены ядерных фаз при созревании.

Легко видеть, что высказанная нами в первой части настоящей работы гипотеза, рассматривающая сродство гомологичных ядерных элементов как первичный фактор кариогамии, полностью свободна от существенных возражений, с которыми приходится сталкиваться теории пола, и вкладывает в понятие „факторов обусловливающих копуляцию" недостающее этому понятию конкретное содержание, тем самым открывая пути для каузального объяснения как самого возникновения половых различий (т. е. пола), так и развития всех многообразных форм полового размножения.

II

Сравнительное рассмотрение данных, касающихся стадии онтогенеза, на которой происходит мейозис у различных организмов, подкрепляет выставленные нами положения еще с одной стороны. Сопоставляя данные о половых процессах, свойственных организмам, стоящим на разных ступенях филогенеза (Гартман, 1929; Книп, 1928; Дарлингтон, 1932), можно видеть, что у наиболее примитивных из них имеет место редукция так называемого зиготного типа, т. е. мейозис следует непосредственно за оплодотворением, первое деление зиготы является редукционным и диплоидная стадия ограничивается лишь одной зиготой. Сюда относятся Flagellata, некоторые Sporozoa, Charophyta, большинство Chlorophyceae и все (или почти все) грибы. В следующую группу можно выделить формы, у которых момент мейозиса уже несколько отодвинулся от момента оплодотворения и диплоидное состояние продолжается более длительный срок, в некоторых случаях захватывая до половины всего полового цикла организма. К этой группе относятся мхи, некоторые Chlorophyceae и большинство Rhodophyceae и Phaeophyceae. Далее идут организмы, у которых диплоидная фаза расширилась еще более и гаплоидное состояние сильно сократилось, продолжаясь иногда всего несколько (два) клеточных поколений. Сюда относятся некоторые Phaeophyceae, Pteridophyta и все явнобрачные растения. Наконец гаметный тип редукции, при котором мейозис непосредственно предшествует оплодотворению, встречается лишь у единичных представителей растений (некоторые Phaeophyceae),

но зато является типичным для всех животных кроме упомянутых выше Sporozoa.

Таким образом несомненно, что первоначально на наиболее ранних ступенях развития пола редукция следовала непосредственно за оплодотворением. Это обстоятельство не раз уже подавало повод рассматривать конъюгацию гомологичных хромосом при мейозисе как органическую составную часть процессов оплодотворения, обусловленную в принципе теми же силами, что и кариогамия. При этом однако делалась существенная ошибка; рассуждение шло по такому пути: кариогамия обусловлена различием полов двух пронуклеусов, следовательно и конъюгация отцовских и материнских хромосом обусловливается какими-то половыми различиями между ними. Между тем приписывание хромосомам, происходящим от двух родителей, различных половых тенденций, обусловливающих их конъюгацию, не выдерживает критики перед лицом фактов, наблюдаемых при мейозисе у триплоидов, у особей, начавших развиваться в качестве гаплоидов и затем восстановивших диплоидность и т. д., поскольку во всех этих случаях приходится сталкиваться с явлением конъюгации хромосом, происходящих только от одного из родителей. Эта трудность, приводившая к отказу от признания принципиальной общности процессов кариогамии и конъюгации хромосом, целиком отпадает при принятии нашей гипотезы; согласно нашим взглядам и кариогамия, точно так же как конъюгация хромосом, является по сути дела „бесполым“ процессом, половые же различия между пронуклеусами носят вторичный характер.

III

Выше мы стремились показать, что сродство ядерных элементов и их конъюгация являются основной, первичной реакцией во всяком половом процессе. Принятие этого положения влечет за собой признание самостоятельного физиологического значения этой реакции, существующего независимо от тех биологических последствий (рекомбинация генов, гетерозис), к которым она приводит у амфимиктически размножающихся форм. Наш анализ был бы не полон, если бы мы не попытались выяснить, действительно ли современная биология располагает фактами, дающими основание для признания подобного самостоятельного физиологического значения процессов, разыгрывающихся при конъюгации хромосом во время мейозиса. К сожалению по вопросу о физиологическом значении полового процесса имеются лишь довольно скудные сведения, относящиеся притом почти исключительно к одной группе организмов, именно к простейшим. Работами Гартмана и его школы над простейшими с очевидностью показано, что если непрерывно поддерживать оптимальные условия среды, не допуская перенаселения, голодания и накопления продуктов диссимиляции, простейшие могут практически бесконечно размножаться вегетативным путем, не прибегая к половому процессу. Дело однако совершенно меняется, если условия существования перестают быть оптимальными. В этом случае, как выяснили исследования последних лет, темп деления постепенно замедляется и наступает состояние депрессии, из которого организм находит себе выход в половом процессе — конъюгации. Результаты широких и тщательно контролированных экспериментальных исследований, проведенных на различных инфузориях, в особенности же Калькинсом (Калькинс, 1920) на Uroleptus, приводят к выводу, что при отсутствии конъюгации организмы эти, помещенные в стандартные и константные внешние

условия, претерпевают прогрессирующие изменения, ведущие к дегенерации и вымиранию, и что конъюгация выводит организмы из состояния старческой депрессии, восстанавливая увядшую деятельность обмена и приводя к интенсификации темпа роста и делений.

Совершенно подобное конъюгации омолаживающее действие имеет и эндомиксис. Данные классических работ Вудрефф и Эрдмана по эндомиксису у Paramaecium показывают, что после этого процесса жизнедеятельность линии, находящейся в состоянии депрессии, восстанавливается совершенно в такой же мере, как это бывает после конъюгации.

Совершенно к аналогичным выводам приходит Калькинс в своих работах по эндомиксису у Uroleptus. Вудрефф (1925) следующим образом формулирует этот замечательный вывод: „Взвешивая все доступные данные, приходится считать справедливым заключение, что когда наступает дегенерация, эндомиксис имеет омолаживающий эфект, и мы приходим к общему выводу, что и конъюгация и эндомиксис приводят к одинаковым результатам при одинаковых условиях—оба предотвращают физиологическую дегенерацию, вызванную неидеальными условиями среды".

То обстоятельство, что эндомиксис имеет такое же физиологическое значение, как и конъюгация, заставляет признать, что кариогамия и амфимиксис, отсутствующие при эндомиксисе, не могут являться ответственными за омолаживающее действие полового процесса. Корни этого „омолаживающего" действия следует искать именно в мейотических процессах. При этом трудно предполагать, что „омолаживающее" действие мейозиса зависит от гибели части ядерного аппарата; необходимо помнить, что гибель части ядерного аппарата при мейозисе далеко не является универсальным явлением, что в большом числе случаев подобной гибели не происходит вовсе, а все ядра, образующиеся после редукции, становятся ядрами функционирующих гамет (ряд водорослей и простейших, самцы большинства Metazoa). Гораздо вероятнее следовательно, что „омоложение" достигается какими-то процессами, протекающими во время конъюгации хромосом и активирующими их.

Мы видим таким образом, что в отношении тех немногих случаев, где проведен анализ физиологического значения полового процесса, можно утверждать, что во время мейозиса и вероятно именно при конъюгации хромосом протекают какие-то физиологические реакции, чрезвычайно важные для жизни организма. Неверно было бы конечно думать, что этими реакциями исчерпывается биологический смысл полового размножения. С появлением амфимиктических форм размножения все большее значение должны приобретать чисто генетические явления рекомбинации генов и гетерозиса. Однако реакции, протекающие при конъюгации хромосом, остаются первичным фактором, обусловливающим существование половых процессов у истоков их возникновения, т. е. у форм, где генетические последствия амфимиксиса еще не могут играть своей положительной роли.

Интересно отметить, что согласно развиваемым Дарлингтоном (1931, 1932) и упомянутым уже выше весьма убедительным взглядам основные силы, обусловливающие синаптическую конъюгацию гомологичных хромосом, идентичны с силами, действующими и при обычном соматическом делении их. Если это так, вышеприведенные положения позволят может быть объяснить и омолаживающее действие клеточного деления вообще, дав этим ответ на один из основных вопросов теории старения.

Выдвинутая нами гипотеза не только имеет ряд отмеченных выше преимуществ в вопросе о природе полового процесса, но и позволяет дать эволюционное объяснение возникновению различных его форм. Картина возникновения и развития полового размножения рисуется нам на основании изложенных соображений в следующем виде. Наиболее ранней предпосылкой развития половых процессов является возникновение сродства между одинаковыми ядерными элементами, представляющего собой выражение каких-то весьма важных для организма физиологических реакций. У форм с дифузным ядром периодическая копуляция ядерных элементов вместе со всеми протекающими во время ее активирующими процессами могла осуществляться внутри одной клетки („бесполая" стадия, аналогичная быть может дробянкам и бактериям). С образованием настоящих ядер выработались и закрепились отбором различные побочные приспособления, обеспечивающие возможность периодической копуляции ядер. При этом наряду с такими приспособлениями, обеспечивающими возможность кариогамии, важную роль в ее осуществлении все же сохранило непосредственное „притяжение" ядер, определяемое сродством их гомологичных элементов. Первыми этапами этой стадии была вероятно кариогамия между ядрами одной многоядерной клетки и кариогамия между ядрами соседних „вегетативных" клеток.

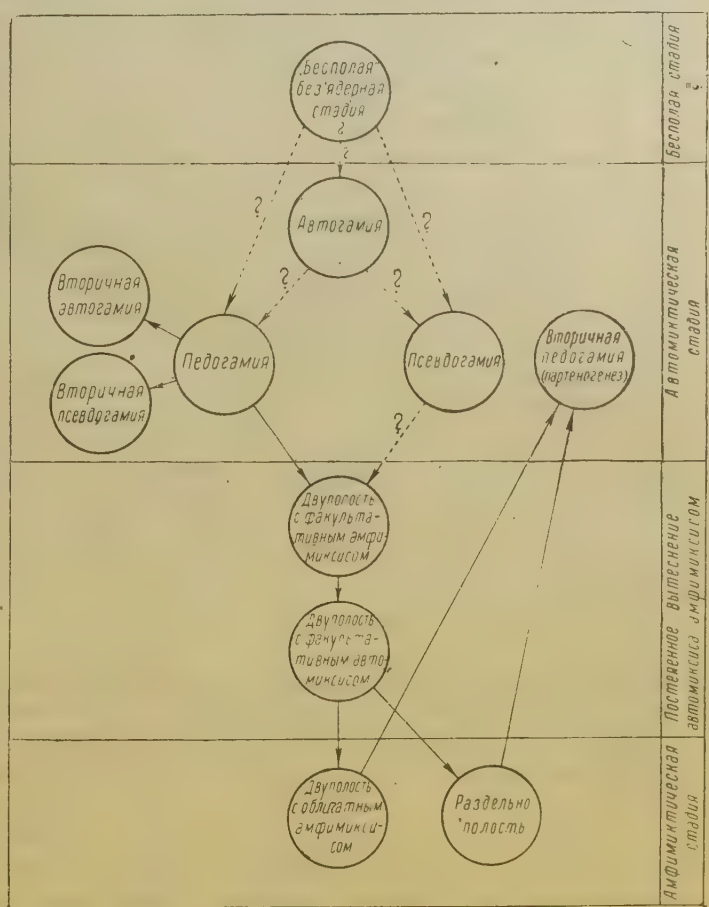


Рис. 1

Дальнейшее развитие различных форм полового процесса определялось тремя основными тенденциями, обусловленными естественным отбором. Первой из них являлась тенденция к специализации участвующих в оплодотворении клеток. Специализация эта шла от изогамии (и ее крайней формы—гологамии) к анизогамии и в конечном счете к оогамии. Возможно, что весьма немаловажную роль играли здесь и чисто физические преимущества, даваемые анизогамией; в этом отношении особенно интересны соображения Кальмуса (1932).

Вторым моментом, игравшим огромную роль в эволюции пола и в значительной мере обусловившим многообразие форм полового процесса, явился амфимиксис. Возникнув случайно, он оказался не-

обычайно благоприятным в силу своих генетических последствий и вызвал появление вторичных приспособлений, позволяющих осуществляться перекрестному оплодотворению и даже препятствующих автомиксису.

Наконец третьим фактором, сыгравшим крупную роль в диференциации различных форм полового размножения, явилась тенденция к увеличению в процессе онтогенеза места, занимаемого диплофазой, и вытеснению ею гаплофазы, приведшая к замене первичного типа зиготной редукции гаметной редукцией. Можно предположить, что тенденция эта обусловливалась явлением гетерозиса, осуществление которого в гаплофазе естественно невозможно. Если это так, то следует ожидать, что замена зиготной редукции промежуточной или

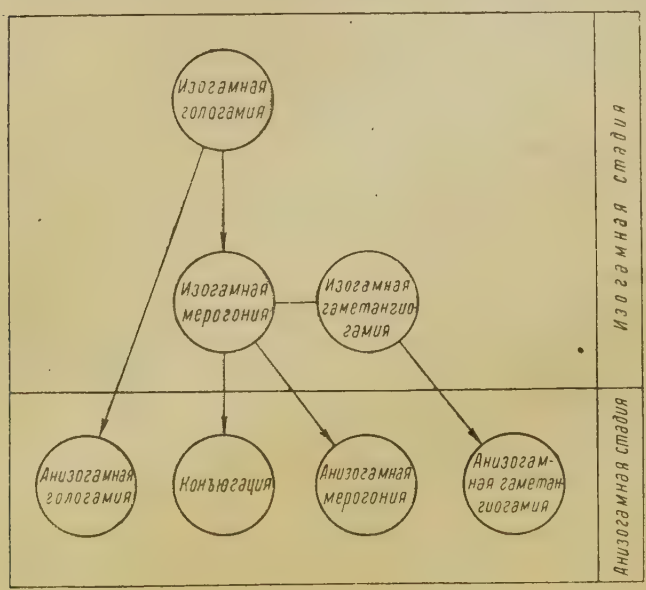


Рис. 2

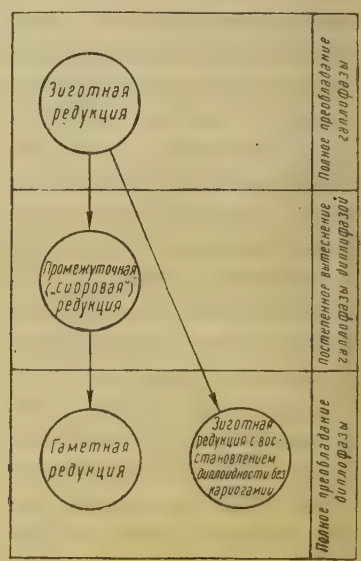


Рис. 3

гаметной могла иметь место только после появления амфимиктических форм размножения. И действительно зиготный тип редукции встречается в тех же более примитивных группах, для которых характерными являются автомиктические половые процессы.

Прилагаемые схемы иллюстрируют наши представления об основных движущих силах эволюции пола. Наложение всех трех тенденций (стремление к специализации половых клеток, к перекрестному оплодотворению и к максимальному развитию диплофазы) на основную половую реакцию, выражающуюся в сродстве гомологичных хромосом, должно было естественно привести к многообразию форм полового размножения, создавая сложную картину, дающую некоторым исследователям (Книп, 1928) повод склоняться к ошибочному представлению о полифилетическом происхождении пола.

Нет никакого сомнения, что намеченная нами картина является упрощенной и представляет собой только попытку дать основную схему, по которой шло развитие полового размножения. В этой эволюции конечно играли роль и другие специальные факторы. В частности в значительной мере еще требует объяснения ряд вторично появившихся форм полового процесса, более примитивных по сравнению с теми, из которых они возникли (партеногенез, вторичная педогамия, вторичная автогамия).

Заканчивая нашу статью, мы хотели бы в заключение отметить, что несмотря на спорность и недостаточную разработанность некото-

рых пунктов развиваемые нами взгляды имеют по нашему мнению ряд существенных преимуществ перед взглядами, распространенными в настоящее время среди исследователей пола. Для двух основных частей полового процесса—оплодотворения и редукции—мы даем монистическую схему, показывающую, что они связаны друг с другом как общностью играющей в них основную роль биологической реакции, так и общностью своего происхождения. При этом мы в своих объяснениях избегаем телеологических концепций как в отношении оплодотворения, так и в отношении редукции. Далее наша гипотеза позволяет дать историческое объяснение происхождению и развитию многообразных форм полового размножения. Наконец она позволяет установить принципиальную общность в процессах слияния половых ядер и слияния соматических вегетативных ядер и истолковать ряд других фактов, необъяснимых с позиций распространенных в настоящее время гипотез, касающихся полового процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bataillon, Imprégnation et fecondation, Comptes Rend., 1906.—2. Idem, L'imprégnation hétérogène sans amphimixie nucleaire chez les Amphibiens et les Echinodermes, Arch. Entw., 28, 1909.—3. Beadle, Genetical and cytological studies of Mendelian asynapsis in Zea mays, Cornell. Univ. Agr. Exp.-Sta. Memoir, 129, 1930.—4. Belar, Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden Rhabditis-Arten, Zeit. wiss. Biol. Abt., Bd. 1, 1924.—5. Idem, Die cytologischen Grundlagen der Vererbung, Berlin, 1928.—6. Belling, Attachment of chromosomes at the reduction division in fliwering plants, Journ. Genet. 18,1927.—7. Blackmann, On the fertilization etc. Ann. Bot., 18, 1904.—8. Blackman and Giraser, Further studies on the sexuality of the Uredineae, Ann. Bot, 20, 1906.—9. Boveri, Über die Entwickelung dispermer Ascariseier, Zool. Anz., 27, 1904.—10. Brachet, La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fecondation, Arch. Entw., 30, 1910.—11. Idem, Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'oeuf de Rana fusca, Arch. Zool. Exp. et Gen, Serie V, 6, 1910.—12. Brauer, Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina, Arch. Mikr. Anat., 43, 1893.—13. Breslawetz, Polyploide Mitosen bei Cannabis sativa, Planta, 17, 1932.—14. Buchner, Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese, Arch. Tellf., 6, 1911.—15. Calkins, Uroleptus mobilis. A study in vitality, Journ. Exper. Zool., 20,1920.—16. Christman, Sexual reproduction in the rusts, Bot. Gaz, 39, 1906.—17. Cleland, Meiosis in the pollen mother cells of Oenothera etc., Genet., 11, 20, 1926.—18. Idem, Prediction as to chromosome configuration as evidence of segmental interchange in Oenothera, Amer. Natur., 67, 1933.—19. Conklin, Cleavage and differentiation, Woods Hole Biol. Lecture, 1896.—20. Conklin, Protoplasma movements as a factor in differentiation, Ibid., 1899.—21. Idem, Cell size and nuclear size, Journ. Exper. Zool., 12, 1912.—22. Darlington, Meiosis, Biol. Rev., 2, 1931.—23. Idem, Recent advances in cytology, London, 1932.—24. Dobzhansky, Translocations involving the second and fourth chromosomes of Drosophila melanogaster, Genet., 16, 1930.—25. Idem, The decrease of crossing-over observed in translocations etc., Amer. Natur., 65, 1931.—26. Idem, Studies on chromosome conjugation Zeit. indust. Abst. Vererb., 60, 1932.—27. Erdmann. Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen etc., Arch. Zellf., 2, 1909.—28. Idem, Endomixis bei P. bursaria. S. B. Ges. Naturf., Berlin, 1925.—29. Erdmann und Woodruff, Vollständige Erneuerung des Kernapparatus ohne Zellverschmelzung bei reinliniegen Paramaecien, Biol. Centr, 34, 1914.—30. Fraser, The pairing of chromosomes, New Phytol., 11, 1912.—31. Frolowa. Normale und polyploide Chromosomengarmituren bei einigen Drosophila-Arten, Zeit. wiss., Biol. Abt, Bd. 3, 1926.—32. Gelei, Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum lactum 11, Arch. Zellf., 16, 1921.—33. Godlewsky, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden und Crinoidenfamilie, Arch. Entw., 20, 1906.—34. Goldschmidt, The gene, Quart. Rev. Biol., 3, 1928.—35. Gowen, Complete linkage in Drosophila melanogaster, Amer. Natur., 56, 1922.—36. Gregoire, Les cinèses, de maturation dans les deux régnes, La cellule, 26, 1910.—37. Hartmann, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten, Berlin, 1929.—38. Idem, Allgemeine Biologie, 2 Aufl., 1933.—39 Janssens, La chiasmotypie dans les insectes, La Cellule, 34, 1924.—40. Janssens u. Willems. La spermatogénèse d'Alytes obstetricans, La Cellule, 1925.—41. Keuneke, Über die Spermatogenese einiger Dipteren, Zeit. Wiss. Biol. Abt., Bd. 1, 1924.—42. Kniep, Vererbung des Geschlechts bei den nieder-

ten Pflanzen, Leipzig, 1928.— 43. Kupelwieser, Weitere Untersuchungen über Entwickelungserregung durch stammfremde Spermien etc., Arch. Zellf., 8, 1912.—44. Lamb, A new explanation of the mechanism of mitosis, Journ. Exp. Zool., 5, 1908.—45. Lillie, Problems of fertilization, Chicago, 1919.—46. Metz, Pairing of chromosomes in the Diptera, Science, 43, 1916.—47. Idem, Association of homologous chromosomes in tetraploid cells of Drosophila, Biol. Bull., 43, 1922.—48. Mëtz u. Nonidez, Spermatogenesis in Asilus, Journ. Exp. Zool., 32, 1921.—49. Minot, The problem of age, growth and death, New York, 1908.—50. Muller, Oenothera-like linkage of chromosomes in Drosophila, Genet., 22, 1930.—51. Nawaschin, Neue Beobachtungen über Befruchtung bei Fritillaria und Lilium, Bot. Centralbl., 77, 1899.—52. Nemeč, Das Problem der Befrüchtungsvorgänge, 1910.—53. Reuter, Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen, Acta Zool. Fenn, 9, 1930.—54. Rosenberg, Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen, Hereditas, 8, 1927.—55. Sakamura, Experimentelle Studien über die Zell-und Kernteilung etc., Journ. Col. Sci. Imp. Univ., Tokyo, 39, 1920.—56. Сапегин, Факторіяльна природа різниц у ходи Редукцийного ділення, Труды Укр. ин-та генет. и сел., 1931.—57. Stevens, The chromosomes in the serm-cells of Culex, Journ. Exp. Zool., 8, 1910.—58. Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung, Histol. Beitr, 7, 1909.—59. Sturtevant, Genetic and cytological studies in Oenothera, Genetics, 23, 1931.—60. Sutton, The spermatogonial divisions in Brachystola magna, Kansas Univ. Quart., 9, 1900.—61. Tischler, Allgemeine Pflanzenkaryologie, Berlin, 1921—1922.—62. Woodruff, The physiological significance of conjugation and endomixis in the infusoria, Amer. Natur., 59, 1925.—63. Wenrich, Synapsis and the individuality of chromosomes, Science, 41, 1915.—64. Wilson, On cleavage and mosaic-work, Arch., Entw, 3, 1896.—65. Idem, The cell in development and heredity. (1 and 2 edit.) New York, 1900, 1928.—66. Wilson a. Matheus, Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg, Journ. Morph., 10, 1896.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1.

К ПРОБЛЕМЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ И ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

II. Обзор литературы[1]

С. И. Тереза

Лаборатория динамики развития Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета и кафедра общей биологии Медвуза Московского областного клинического института

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на успехи современной эндокринологии много еще остается неясным в вопросе о взаимоотношении и путях действия желез внутренней секреции. Взаимоотношения отдельных инкреторных органов между собой, теснейшая связь их с другими регулирующими системами тела (кровеносной и лимфатической, вегетативной нервной системой и т. д.) заставляют нас говорить не о функциях отдельных эндокринных желез, а о целой системе таковых. Центральное место занимает щитовидная железа. Она тесно связана со всеми другими внутрисекреторными органами и оказывает регулирующее действие на жизнедеятельность как взрослого организма, так и подрастающего поколения. Щитовидная железа ведает обменом веществ и всеми связанными с ним жизненными процессами. Ее гормон имеет огромное формообразующее значение, влияя на форму и рост тела.

Она имеет также непосредственное отношение к половой деятельности организмов.

Половые железы, в частности яичник, имеют также регулирующее и формообразующее значение в организме.

Мы видим тесную взаимосвязь щитовидной и половых желез в одном и том же кругу явлений. Изучая половую систему женского организма, надо всегда иметь в виду эту корреляцию (68).

Первые экспериментальные работы, посвященные проблеме взаимоотношения щитовидной железы и яичника, относятся приблизительно к 1913—1914 гг. и начинаются опытами Гудернатча (22, 23, 24). Клинический материал был известен значительно раньше. В настоящее время накопилось много фактического материала, основанного на работах клинических, биохимических и экспериментальных, посвященных этой проблеме, но материал этот критически не проработан, крайне противоречив и разбросан в отдельных, подчас узко специальных работах.

Цель настоящей статьи дать краткий критический обзор современной литературы по этому вопросу.

[1] Список литературы приложен к ч. III.

1. Влияние беременности на величину щитовидной железы

Щитовидная железа у человека ко времени полового созревания значительно увеличена в размере, и это часто обусловлено не столько гиперемией, сколько увеличением паренхимы.

Между 10 и 20 годами вес железы удваивается и наступает деятельное новообразование фоликулов. Увеличение железы значительно больше у женщин, чем у мужчин (16,8 г у мужчин, 30,1 г у женщин). У животных это не всегда имеет место; так, при исследовании щитовидных желез более чем у 100 голов овец разной породы не наблюдали их увеличения под влиянием полового созревания (59). Во время беременности также иногда наступает ясное увеличение размера щитовидной железы, которое также основано не на гиперемии, а на увеличении паренхимы, так что говорят о гиперплазии беременности (увеличение желез наступает даже в зобных местностях). Наблюдалось значительное увеличение железы у беременных кроличих и морских свинок (Ланге и Энгельгорн, цитированы по Шпеттелю, 59).

Но существуют и обратные утверждения.

Так, Вегелин, изучая как нормальную железу беременных, так и железу лиц из зобных местностей, никогда не замечал в них гиперемии (67).

У беременных кошек отчетливая гиперемия и тургор наблюдались только в первый период беременности; в более позднее время не заметно никаких различий (1).

У беременных овец также не констатировано изменения веса щитовидной железы (59). Отсюда можно сделать вывод, что у животных увеличение щитовидной железы во время полового созревания и беременности происходит не всегда. Но наличие или отсутствие гипертрофии железы еще недостаточно говорят о ее функциональном состоянии и без дополнительных гистологических данных не могут быть индикатором степени ее активности.

2. Влияние беременности на гистологическое строение щитовидной железы

Гистологическое изучение щитовидной железы как человека, так и животных указывает на изменения в ее строении в период беременности. В это время щитовидная железа богата колоидом, в ней происходит размножение эпителия. Эпителий имеет вид кубический или цилиндрический. Среди больших старых фоликулов наблюдается целый комплекс маленьких. Вегелин подчеркивает, что если в весе щитовидной железы у некоторых беременных животных (например крысы) и нет заметных отличий, то гистологические изменения, а именно новообразование фоликулов и оживленная колоидная секреция, выступают совершенно ясно (67).

В железе одногодовалой беременной молочной овцы эпителий ясно кубический или даже высоко цилиндрический,— имеет место сильное размножение эпителия и образование так называемых сандерсоновых эпителиальных подушек в стенке фоликула, так что последний принимает совершенно неправильный вид.

Щитовидная железа 3- и 4-летней молочной овцы особенно в летние месяцы имеет громадные фоликулы, во время же беременности фоликулы сходны по величине и строению с таковыми из железы одногодовалого или еще более молодого животного (59).

Данные работ ряда других авторов согласуются с вышеприведенными (90).

Все вышеупомянутое говорит о гиперсекреции щитовидной железы; вся картина четко и ясно указывает на то, что в период беременности щитовидная железа находится в условиях функционального максимума.

3. Щитовидная железа и половой цикл

Влияние щитовидной железы на половой цикл мало изучено. Специальных работ почти нет. Лонг и Эванс, давшие ряд работ по половому циклу вообще, интересовались влиянием экспериментального гипертиреоза на половой цикл белой крысы (38, 39, 40,).

Крысы с регулярным 2—4-дневным циклом подкармливались свежей щитовидной железой.

Только тогда цикл становился более удлиненным или задерживался вовсе, когда дозировки были очень большие (некоторые животные даже гибли), при кормлении же дозами от $^1/_4$ до $1^1/_2$ г свежей щитовидной железы ежедневно цикл был обыкновенно не сильно нарушен.

Отсюда авторы делают вывод, что гормон щитовидной железы не оказывает специфического эфекта на половой цикл.

Имеются однако и противоположные данные. Так, у животных с регулярным половым циклом наблюдали в течение 6—24 дней кормления тиреоидином около 2 циклов только в начале подкармливания, а потом влагалищные мазки показывали типичную картину dioestrus. На 2—10-й день после прекращения опыта у всех животных наступала течка (66, 33).

Наши данные также указывают на торможение овуляции и течки при экспериментальном гипертиреозе у крыс. Каков механизм этого воздействия, трудно сказать, быть может щитовидная железа действует через гипофиз. Гистологическое исследование яичника подопытного животного обнаруживает наличие крупных желтых тел (от которых яичник становится резко бугристым) и отсутствие созревающих фоликулов.

Еще менее известно влияние гипотиреоза на половой цикл. Имеются данные, что у взрослых крыс после тиреоидектомии наступало прекращение течки и отсутствие полового цикла в течение 6—27 дней, но затем цикл становился нормальным. У молодых и грудных самок-крыс полная тиреоидектомия как будто не влияла ни на время полового созревания ни на половой цикл. Однако вскрытие некоторых животных через несколько месяцев установило наличие регенерирующей ткани щитовидной железы почти в размере нормальной (38, 39, 40).

КЛИНИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Как микседема, так и базедова болезнь вызываются часто внешними факторами (шоками и сепсисами). Но важнейшими предрасполагающими факторами в женском организме являются: половая зрелость, беременность, аборт, роды и климактерий, т. е. основные моменты в половой жизни женщины.

О связи базедовой болезни с деятельностью половых желез говорит наблюдавшийся многими авторами факт, что если беременность наступает при базедовой болезни, то во время беременности происходит дальнейшее увеличение зоба (по Граффу до 35% прежнего веса[1]). Иногда при базедовой болезни беременность не наступает вовсе (примерно в 50% случаев).

---

[1] Цитировано по Шпеттелю (59).

По Зейтцу из половины наблюдавшихся случаев беременности у больных базедовизмом в 60% замечалось ясное нарушение нормального течения беременности, угрожающее даже смертельным исходом (из 67 умерло 7) (56, 57).

По другим авторам при базедовой болезни нарушение беременности и преждевременное изгнание плода наступают только в редких случаях (2).

Ранний период беременности является очевидно наиболее неустойчивым, так как большинство выкидышей наступает именно в первые 4 месяца. Повидимому это зависит более от степени интенсивности болезни в момент беременности, чем от длительности заболевания.

Некоторые авторы указывают, что иногда симптомы базедовой болезни даже улучшаются в течение беременности (31, 45, 46).

По Гардиниер—Гиллу эфект беременности у 20 пациенток на болезнь таков: у 8 — улучшение без рецидива, у 9— нет улучшения, у 2— улучшение в результате развившегося гипотиреоидизма (19).

При вторичной базедовой болезни до появления тиротоксических симптомов беременность протекает сходно с вышеописанной (около 60% беременных, 39% стерильных.) Беременность после появления вторичных тиреотоксических симптомов, развивающихся обычно между 27 и 42 годами, редка.

При гипотиреоидном зобе беременность протекает более или менее нормально и оканчивается во-время, хотя бывают случаи выкидышей.

Действие беременности на зоб выражается в дальнейшей гипертрофии его. У пациентов с произведенной перед беременностью частичной тиреоидектомией зоб всегда развивается снова в период беременности (19).

Увеличивающаяся недостаточность щитовидной железы часто сопровождается в дальнейшем стерильностью, которая однако может быть преодолена введением экстрактов щитовидной железы.

КАСТРАЦИЯ И ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

1. Влияние кастрации на вес щитовидной железы

По Кекка экстирпация семенников и яичников ведет к гипертрофии щитовидной железы, но по другим исследователям, наоборот, у кастрированных быков и жеребцов происходит падение в весе щитовидной железы наполовину. У скопцов описана ненормально малая щитовидная железа (59)[1].

Влияние кастраций проявляется разно также в различном возрасте.

2. Действие кастрации на гистологическое строение щитовидной железы

У кроликов найдено после кастрации в щитовидной железе много колоида, увеличение жира в эпителии и уплотнение соединительной ткани.

У кастратов-овец обнаружено уплощение эпителия щитовидной железы, уменьшение величины ядер клеток и т. д. У отдельных животных имеются индивидуальные различия, главным образом в величине фоликулов. В основном у кастрированных животных щитовидная железа проявляет пониженную функцию. Нет ни одной более или

[1] Кекка, Коренчевский, Тандлер и Гросс, цитированы по Шпеттелю.

менее значительной работы, которая показала бы повышенную функцию щитовидной железы при кастрации и тем самым подтвердила бы явление антагонизма между ними (59)[1].

Наоборот, здесь еще раз выступает положительная связь обеих желез между собой.

3. Кастрация и пролиферативная способность щитовидной железы

Вопрос о непосредственном влиянии яичника на щитовидную железу может быть выяснен также и другими методами.

Так, Фуруя (Furuya) пробовал исследовать влияние экстирпации яичника на интенсивность компенсаторной гипертрофии щитовидной железы. Он экспериментировал с крысами и собаками.

У опытных животных удалялись яичник и половина щитовидной железы. Последняя операция производилась и на контрольных экземплярах. Автор нашел, что компенсаторная гипертрофия у кастратов больше, чем у контрольных животных, а именно через месяц после операции оставшаяся половина железы у кастратов увеличилась в весе на 30—50% более, чем у контрольных (18).

Основным недостатком работы является малое количество объектов и отсутствие микроскопического исследования. Между тем гипертрофия и увеличение веса могут происходить как за счет размножения активной секреторной части железы, так и за счет гиперемии и разрастания соединительной ткани. Более точным является метод и учения пролиферативной активности щитовидной железы по Лебу.

Л. Леб пользовался интенсивностью компенсаторной гипертрофии железы после предварительного удаления $^3/_4$ ее как индикатором активности. Воздействуя на нормальную железу качественно различными факторами, Леб изучал количество митозов в эпителии, изменения в размерах эпителиальных клеток, консистенции колоида и числа фагоцитов (36, 37).

Эта методика была положена также в основу работ Хуке. У морских свинок оба яичника удалялись под анестезией. В различные периоды после этой операции (от 14 до 323 дней) щитовидная железа исследовалась гистологически. Пролиферативная активность определялась путем подсчета митозов в каждом десятом срезе и другими указанными выше способами. Оказалось, что среднее количество митозов кастрированных животных не отклоняется от контроля. Нет заметных различий в размере и характере эпителия у контроля и кастратов. Таким образом, хотя индивидуальные вариации могут быть как среди тех, так и других, стимулирующий эфект кастрации на активность щитовидной железы не установлен (6).

СУЩЕСТВУЕТ ЛИ АНТАГОНИЗМ МЕЖДУ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗОЙ И ЯИЧНИКОМ

Как же можно объяснить, что нарушения нормальной деятельности щитовидной железы, особенно гипертиреоз, так заметно повреждают функцию половых желез. Наипростейшим объяснением является допущение взаимного и прямого антагонизма между щитовидной и половой железами, гиперфункция первой вызывает гипофункцию второй и наоборот.

Всем известно, что осень — период нормальной линьки у кур — совпадает с периодом ослабления функции половой железы, наоборот,

---

[1] Фесчиона, Мартини, Окунев, цитированы по Шпеттелю.

весна — период пробуждения гонад к усиленной деятельности — обычно совпадает с периодом наибольшей прочности пера. Осенняя линька протекает в условиях и под влиянием усиленной функциональной деятельности щитовидной железы. Некоторые ученые видят в этом прямое антагонистическое влияние щитовидной и половых желез на один и тот же круг явлений.

Так, в опытах Б. М. Завадовского по вызыванию искусственной линьки хроническое кормление щитовидной железой курочек вызывало яркие симптомы угнетения их общего развития и длительную задержку в наступлении полной половой зрелости и связанной с этим носки яиц.

У несущихся кур при экспериментальном гипертиреозе наблюдаются уменьшение количества яиц, перерождение и деформация созревших к началу опыта желтков в буроватые кистозные образования и резкий перерыв носки от 1 до 12 месяцев. Сила и степень линьки, наступающей у каждой данной особи, находятся в соответствии со степенью депрессии, которой подвергалась половая железа у птиц.

В опытах Б. М. Завадовского и М. Л. Рохлиной при хроническом кормлении малыми дозами сушеной щитовидной железы (от 0,01 до 0,5) наблюдалось резкое изменение половой структуры и окраски пера у петухов и кур, приближение их к среднему типу. При одновременном с кормлением щитовидной железой впрыскивании фоликулярного гормона из яичников свиньи сохранялась нормальная окраска пера у кур.

Разовая доза, скормленная курице, в 10, 5 и даже 2 г сушеной щитовидной железы резко прекращает бывшую у нее до тех пор регулярную носку, причем у многих носка не восстанавливается до конца лета, у других—до середины лета будущего года (69, 70, 71).

Ридль, определяя относительный вес щитовидной и половой желез нормальных голубей в разное время года, наблюдал увеличение веса щитовидной железы во время покоя половых желез и обратно.

Тем не менее он не считает эти данные окончательными для решения вопроса об антагонизме щитовидной и половых желез (51).

На воронах и вóронах, правда, на очень небольшом материале, наблюдались периодические различия в развитии щитовидной железы: исключительно сильное развитие ее в осенние и зимние месяцы, а в весенние и весенне-летние месяцы исключительно низкое (25).

В весе щитовидной железы кур очень заметны те же сезонные вариации. Наибольший вес предшествует периоду максимальной яйцекладки и уменьшается в последний период ее. Потеря веса щитовидной железы с половины марта до половины июля составляет около 35% против января—марта.

Слабое увеличение веса наблюдается с началом линьки.

Приведенная таблица иллюстрирует изменения в содержании иода в щитовидной железе кур во время роста, кладки яиц и линьки.

Возможно, что сезонные вариации в иодном содержании щитовидной железы у птиц связаны не с понижением функции щитовидной железы, а в известной степени с расходованием иода в течение продукции яиц, так как желток яйца содержит значительное количество его.

Максимальная продукция яиц наступает в апреле и мае. Следовательно истощение резервов иода, происходящее от формации желтка, становится заметным в этот период (21).

Гистологическое изучение щитовидной железы у кладущей и линяющей птицы не обнаружило никаких различий в структуре щито-

Таблица 1 (из Gruickshank)

Дата	Возраст в неделях	№ птицы	Вес тела в г	Вес щитовидной железы в г	Вес щитов. жел. к кг веса тела в г	% иода	Тотальный иод γ	Иод к кг веса тела γ	Примечание
VII	$8^1/_2$	1	315	0,0125	0,040	0,1075	13,5	42,5	Период роста
VII	$9^1/_2$	1	295	0,0200	0,070	0,1115	22,3	75,5	
IX	13	2	950	0,0581	0,060	0,0895	51,5	54,2	
XI	18	1	1 300	0,0725	0,055	0,2387	173	133	
I—II	31—35	5	1 514	0,1288	0,085	0,3129	402	269	Период низкой
I—II	36—40	4	1 474	0,1330	0,090	0,2849	359	237	продукции яиц
I—III	41—45	3	1 402	0,1322	0,090	0,2609	354	237	
III—IV	46—50	3	1 218	0,0849	0,070	0,3477	295	239	Период максимальной продукции
V	51—55	3	1 253	0,0865	0,069	0,2014	174	161	
VI—VII	56—58	4	1 582	0,825	0,052	0,2289	189	194	
VII	59—60	4	1 600	0,1309	0,082	0,2347	295	191	Период линьки
VII	61—65	2	1 525	0,0946	0,062	0,2286	221	140	
VIII	66—70	1	1 135	0,0811	0,072	0,2124	164	146	
IX	71—72	2	1 200	0,0843	0,071	0,2431	201	175	

видной железы, которые можно было бы приписать различной активности ее.

Строение же щитовидной железы у молодой птицы указывает на относительно большую активность ее по сравнению с несущейся или линяющей птицей.

Таким образом нет достаточных оснований в пользу взаимно антагонистической связи этих желез.

Сезонные изменения веса щитовидной железы наблюдались также у млекопитающих; так, у нормальной американской овцы щитовидная железа весит летом 5,5 г, а зимой 8,5 г.

У английского рогатого скота нормальная щитовидная железа весит 25 г летом и 60 г зимой и весной (14, 15, 54, 55).

Работы по содержанию иода в яичнике млекопитающих разноречивы. Имеются указания на большое количество иода в яичнике рогатого скота, крысы и морской свинки (13, 47), но это не подтверждается исследованием Лейтха, который констатировал, что иодное содержание целого яичника коровы низко, тогда как в маленьких желтых телах оно относительно высоко (35). Хотя у многих млекопитающих половая железа функционирует более или менее постоянно, щитовидная железа у них все же показывает пониженный вес летом, но этот пониженный вес не может быть объяснен ни исчерпыванием резервов иода для яичника ни угнетением половой железой. Весной щитовидная железа обнаруживает фоликулярную дегенерацию, а зимой гистологическая структура показывает на бо́льшую секреторную активность, чем летом. Зимой мы видим в ней большое количество новых фоликулов с цилиндрическим или кубическим эпителием в противоположность большим фоликулам и уплощенному эпителию летней железы (59).

Таким образом уменьшение веса щитовидной железы летом и гистологическая картина, говорящая о пониженной функции ее, поразительно совпадают и у птиц и у млекопитающих.

Есть все основания полагать, что здесь мы встречаемся не с антагонизмом и поочередным угнетением одной железы другой, а с сезонностью.

Сезонность щитовидной железы очевидно вызвана рядом факторов: температурными изменениями, окислительными процессами, влиянием света, химо- и терморегуляцией и общим обменом веществ.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА РОДИТЕЛЕЙ И ПОТОМСТВО

1. Влияние гипофункции щитовидной железы родителей на потомство

Влияние эндокринных желез на железы потомства изучалось и разрешалось разными методами.

Экстирпация эндокринных желез у родителей, особенно у матери, производит по некоторым авторам компенсаторную реакцию в соответствующей железе зародыша, материнская недостаточность компенсируется гиперсекрецией у плода.

Так, экстирпация щитовидной железы вызывает гиперплазию у новорожденных, и это объясняют как компенсаторную реакцию против недостаточности в деятельности материнской железы (43).[1]

У новорожденных зайчат от тиреоидектомированной самки щитовидная железа вполне развита и ее фоликулы даже больше, чем у контрольных.

Но у морских свинок тиреоидектомия до или во время беременности не только не обусловливает гипертрофии щитовидной железы новорожденных, но есть данные, что она сопровождается уменьшением объема и веса щитовидной железы у потомства (43, 50).

Гистологических различий в щитовидной железе у новорожденных морских свинок от нормальных и тиреоидектомированных родителей или не наблюдали вовсе или же щитовидная железа новорожденных от тиреоидектомированных родителей свинок проявляла замедление в морфологической диференциации: у новорожденных опытных животных она представляет тяжи эмбрионального эпителия и много маленьких фоликулов, в то время как у нормального новорожденного она выглядит вполне развитой с большими фоликулами (43).

Влияние гормона щитовидной железы на плод подтверждается клиническим наблюдением над прирожденным атиреозом. Дети рождаются с полной аплазией щитовидной железы в случае недостаточного количества материнского гормона.

По данным ряда авторов потомство от тиреоидектомированных животных (самок) рождается со всеми признаками кретинизма, с ненормальным развитием костяка. Жизнеспособность такого потомства сильно понижается, и выживают обычно немногие (53, 73, 74).

Фрей и др. отмечают, что в местностях с эндемическим зобом у домашних животных часто рождается нежизнеспособный или мертвый помет. Часто роды бывают преждевременно. Иодное питание во время беременности приводит функцию размножения в норму (16).

2. Влияние гиперфункции щитовидной железы родителей на потомство

Курье и М. Арон считают, что плацента не проницаема для гормона щитовидной железы, так как кормление беременной суки в избытке сушеной щитовидной железой вызывает в ее щитовидной железе гистологическую картину атрофии, в то время как железа щенка остается нормальной (7).

---

[1] Гальштедт, Гантье, Гент, Эдмунд, Укита (Halstedt, Gantier, Hunt, Edmund, Ukita), цитированы по Марца (Marza).

Эти выводы недостаточно обоснованы, так как интраутеринный переход избытка гормона может иначе отразиться на щенке. Выводы Курье и Арона опровергаются большинством последующих работ.

Такахаши, обследовав 5- и 7-месячный плод базедовички, нашел ряд признаков, указывающих на преждевременное развитие. В своих опытах при подкармливании щитовидной беременных кроличих он экспериментально вызывал более раннее развитие плода, ускоренный рост, увеличение веса, раннее развитие половых и других эндокринных желез и ряд других признаков.

Это без сомнения указывает на возможность перехода тироксина через плаценту. Если животное в период лактации подкармливать препаратом щитовидной железы, то наблюдается быстрое увеличение роста потомства (Такахаши).

Иод, даваемый кормящей матери, также благоприятствует росту молодых животных (60, 61, 62, 16).

Тиреоидный гормон как фактор, ускоряющий развитие, хорошо изучен на низших классах позвоночных животных.

Всем известны классические опыты Гудернача по ускорению метаморфоза у головастиков.

У млекопитающих гормон щитовидной железы необходим для нормального развития эмбриона.

Теоретически можно ожидать, что, увеличивая количество гормона, мы можем вызвать некоторое ускорение в развитии потомства.

Работы Такахаши в этом отношении представляют большой интерес, но они стоят особняком и требуют проверки и подтверждения.

В свое время Б. М. Завадовский пытался получить ускоренное развитие у кроликов, но имел либо стерильность либо аборт. Некоторые опыты в этом направлении проделывались автором, но также без положительного эфекта (см. ч. III).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из данного обзора, щитовидная железа имеет теснейшую связь с половой деятельностью организма.

Она необходима для полового созревания, нормальной функции яичника, нормального течения беременности и развития плода. В период полового созревания щитовидная железа повышенно функционирует, а при беременности достигает функционального максимума. Все нарушения в деятельности щитовидной железы резко отражаются на женском организме и воспроизводительной способности его. Гипофункция щитовидной железы вызывает недоразвитие яичника. Замедляется наступление половой зрелости. Беременность при гипофункции щитовидной железы осложняется рядом патологических моментов. Наблюдаются выкидыши на ранних стадиях беременности.

В областях эндемического зоба у животных часты случаи рождения нежизнеспособной или мертвой молоди. Потомство от тиреоидектомированных матерей проявляет признаки кретинизма и обнаруживает ненормальное развитие костяка. Все эти явления могут быть частично устранены приведением деятельности щитовидной железы матери в норму путем инъекций ей экстрактов щитовидной железы. При гиперфункции щитовидной железы также наблюдается угнетение нормальной половой деятельности организма. При базедовой болезни заметны изменения яичника в виде атрофии первичных фоликулов, кистозного перерождения граафовых пузырьков и сильного разрастания стромы яичника. Матка и молочные железы нередко оказываются атрофированными. Беременность протекает ненормально—часты

аборты, преждевременные роды и мертворождение. Сильные нарушения деятельности щитовидной железы сопровождаются стерильностью.

При экспериментальном гипертиреозе у лабораторных животных можно вызвать все вышеописанные явления (5, 9, 10, 11, 22, 23, 24, 29, 30, 33, 34, 73, 75). Однако перерыв беременности и стерильность при введении избытка тиреоидина могут происходить независимо от яичника, структура и функция которого могут сохраняться вполне нормально.

На основе нашей работы (75) на большом количестве животных мы приходим к выводу, что стерилизация при экспериментальном гипертиреозе и нарушения функции яичника суть два самостоятельных процесса, не всегда встречающиеся одновременно.

Формообразующее влияние гормона щитовидной железы матери на плод проявляется очень разнообразно. При экспериментальном гипертиреозе, применяя к беременным или кормящим самкам те или иные дозировки, можно получить разнообразный эфект на их потомство, то стимуляцию его развития то замедление (41).

В медицине имеются небезуспешные попытки вводить тиреоидин беременным женщинам с узким тазом с целью уменьшения величины плода (58).

В сельскохозяйственной практике в свою очередь приобретут в случае их подтверждения большое производственное значение работы Такахаши, получившего ускоренный рост потомства от гипертиреоидизированных кроличих.

Нет никаких оснований говорить об антагонизме между щитовидной железой и яичником, так как мы видим между ними теснейшую взаимосвязь положительного характера.

Экспериментальное удаление яичника у лабораторных животных не вызывает компенсаторной гипертрофии в их щитовидной железе. Кастрация сельскохозяйственных животных приводит к недоразвитию и пониженной функции щитовидной железы.

Отдельные особи по-разному реагируют на все изменения в ту или иную сторону в деятельности щитовидной железы, и это зависит от общего состояния организма, от возраста, пола, а у животных — также в значительной степени от видовых различий и времени года.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1

К ПРОБЛЕМЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ И ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

III. О влиянии экспериментального гипертиреоза самок белых крыс на развитие потомства

С. И. Тереза

ВВЕДЕНИЕ

У млекопитающих щитовидная железа матери принимает самое активное участие во внутриутробном развитии эмбриона. В постэмбриональный период потомство получает вместе с другими элементами молока необходимый для дальнейшего развития гормон щитовидной железы матери. Все отклонения в нормальной функции щитовидной железы матери отражаются таким образом на развитии потомства. Иллюстрацией могут служить например следующие наблюдения. В районах эндемического зоба наблюдается мертворождение молоди домашних животных, или преждевременные роды, или гибель молоди вскоре после рождения в результате жизненной слабости, или—жизнеспособность молоди от тиреоидектомированных матерей сильно понижена и они рождаются с признаками кретинизма.

О влиянии базедовизма и экспериментального гипертиреоза на плод мы указывали в предыдущей работе. Здесь же приводим некоторые дополнительные данные. По Гудерначу (22, 23, 24) экспериментальный гипертиреоз беременных белых крыс при следующих после опыта беременностях вызывал некоторую задержку роста плода. Дульцетто (Dulzetto, 1) инъекцией экстрактов щитовидной железы молодым самкам крыс вызывал у них уменьшение количества примордиальных фоликулов и дегенерацию фоликулов уже бывших более развитыми. Автор объясняет пониженный процент родов у опытных самок уменьшением количества яиц, могущих быть оплодотворенными. В потомстве число рождавшихся самок оставалось постоянным, а число рождавшихся самцов уменьшалось (на то же самое явление есть ссылка у Тренделенбурга, (88). Додерлейн (10) отмечал на морских свинках бо́льшую чувствительность самцов к гипертиреозу матери, нежели самок. Он наблюдал у них отсутствие плодовитости без повреждения структуры половой железы и в этом видит внутриутробное влияние гипертиреоза матери на эмбрион. Кунде, Карлсон и Праунд (34) установили на своем материале обратное явление: при лапаротомии опытных беременных кроличих они нашли число развивающихся эмбрионов бо́льшим, чем у контрольных, и высказали предположение, что гипертиреоз самок при спаривании повышает число оплодотворенных яиц

Можно было бы еще привести обширную и самую разнообразную литературу по данному вопросу.

Мать и плод—одно биологическое единство, и что воздействует на одно, не может не отразиться так или иначе и на другом.

В предыдущей нашей работе после дачи тиреоидина беременным белым крысам у одних мы получали полную стерилизацию, в то время как другие животные рожали в нормальные сроки (75).

Изложенные в этой статье наблюдения над развитием потомства от тиреоидизированных крыс представляли для нас двойной интерес. С одной стороны, мы могли ожидать проявления формообразующего влияния вводимого тиреоидина на плод, с другой стороны, мы разрабатывали дополнительный материал по вопросу о возможном механизме стерилизующего действия тиреоидина. Мы исходили из мысли, что если стерилизация тиреоидизированной крысы наступает в результате повреждения и гибели самого эмбриона (до имплантации), то это токсическое действие в какой-то мере должно проявиться и на родившемся потомстве. Если же нарушение беременности происходит в результате ненормального течения процесса имплантации и нарушения деятельности слизистой матки без предварительной гибели эмбриона, то ненормальностей в ходе развития имплантированных эмбрионов должно быть меньше или совсем этих аномалий не должно быть.

Существенное значение для выяснения механизма влияния тиреоидина на плод имеет вопрос о проницаемости плаценты для этого гормона; но к сожалению проблема избирательной проницаемости плаценты разработана очень недостаточно. Избирательная проницаемость конечно имеет место. Так, по Шимидцу (Schimidzu, 86, 87) плацента не пропускает адреналина, но многие основные краски через нее проходят и автор это ставит в связь с их колоидным состоянием. Проницаемость плаценты к тиреоидину является вопросом спорным и некоторыми авторами совершенно отрицается (7, 89).

Ниже мы даем общую краткую сводку наших наблюдений за потомством тиреоидизированных крыс.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Под наблюдением находилось 100 пометов от тиреоидизированных и контрольных крыс; опытные и контрольные беременные самки, а также их молодь содержались в одних и тех же условиях, на одинаковом пищевом рационе. Наблюдение за пометом велось по разделам: 1) величина помета, 2) смертность, 3) половой баланс, 4) рост и 5) половое созревание. Производилось оно над большинством животных в течение $1^1/_2$—2 месяцев с момента рождения. В течение лактации потомство взвешивалось через день, после окончания лактационного периода—реже. Опытные животные размножались более или менее равномерно независимо от сезона, и цифры, приводимые автором, являются суммарными за 2 года наблюдения.

Из общего числа самок, получавших тиреоидин, 27 самок белых крыс получали ежедневно с 1-го или 8-го дня беременности по 0,025 тиреоидина на протяжении 7—10 дней, 13 животных из их числа оказались беременными и принесли помет в срок. Из них 8 пометов были взяты для наблюдения, но так как 4 помета были уничтожены матерями вскоре после рождения, то под длительным наблюдением было только 4 помета.

Из 37 животных, получавших ежедневно более или менее продолжительное время по 0,05 г тиреоидина с 1-го, 8-го или 13-го дня

после оплодотворения, 19 крыс оказались беременными. 12 пометов от них были взяты под наблюдение.

От животных, получавших ориентировочную разовую дозу тиреоидина в 0,3—0,5 г, которая дала низкий процент стерильности, 15 пометов было взято под наблюдение.

Из 50 животных, получавших разовую дозировку тиреоидина в 0,7 г с 1-го по 9-й день после оплодотворения, 23 животных принесли потомство в нормальный срок. 5 самок, получивших ту же разовую дозировку на 12-й день, все оказались беременными. Из этих животных всего под наблюдением было 27 пометов; контролем были 38 пометов, полученных от нормальных беременных крыс.

ВЕЛИЧИНА ПОМЕТА

При овуляции у крыс Соботта и Буркгард (Sobotta u. Burckhard, 76) нашли в среднем 13 яиц в обоих яйцеводах. В своих наблюдениях Лонг и Эванс находили в среднем около 9,6 яйца в обоих яйцеводах. Это число составляло только около 90% всех образовавшихся желтых тел. Средний размер помета по тем же авторам—6,9, хотя в отдельных случаях величина может быть значительно выше. Как видно, около одной трети сформировавшихся яиц не может произвести молоди. По Кингу и Штотзенбургу (77) величина помета не подвергнута влиянию сезона, однако она может зависеть от положения помета в серии пометов того же самого животного. Так, первые 9 пометов хорошего размера, но в дальнейшем их величина начинает падать и к концу серии (к 13-му помету) спускается к 4,4.

У нас все животные были мало рожавшие, так что эти вариации у нас не имели места. Величина наблюдавшихся нами пометов приведена на табл. 1.

Таблица 1

От контроля	От получавших 0,025 г	От получавших длительные дозировки 0,05 г	От получивших разовую дозировку 0,3—0,5	От получивших разовую дозировку 0,7
6,4	4,7	6,3	5,8	6,9

Самая низкая величина помета наблюдалась от самок, получавших по 0,025 г, но эта цифра очевидно относится к индивидуальному отклонению и ввиду малого материала не может иметь существенного значения. Средняя величина пометов, родившихся от самок после длительных дозировок по 0,05 и разовых дозировок в 0,7 г, почти ничем не отличалась от контроля и сходна с данными Лонга и Эванса. Таким образом гипертиреоз матери в наших опытах не понижал, а также и не афектировал общей плодовитости.

СМЕРТНОСТЬ

Если стерилизация тиреоидином в наших опытах происходила в результате токсического влияния непосредственно на эмбрион в период внутриутробного развития, то у самок, оказавшихся беременными, потомство должно родиться более слабым и менее жизненным, чем у контроля, с максимальным процентом смертности во время лактации, именно в первые ее дни.

В установлении причин смертности молоди трудно исключить произвольную оценку экспериментатора. В течение наших наблюдений мы встречались с самыми разнообразными причинами смерт-

ности потомства, зависящими от чисто внешних факторов. Было бы неправильно считать показателем токсического воздействия на эмбрион суммарную смертность. Крыса имеет тенденцию к родам, когда окружающие условия спокойны. В большинстве случаев роды происходят ночью или в ранние утренние часы. Потревоженная в первые дни после родов самка очень часто или съедает свое потомство или просто перестает о нем заботиться, и оно погибает от голода и сильного охлаждения.

Только малое количество родится мертвым у нормальных матерей. На пятилетнем материале, пометах от 415 крыс, Кинг определяет мертворождение в 1,3% (78). Из всех родившихся около 86% удовлетворительно выкармливаются. При ненормальных условиях количество родившихся мертвыми может быть высоко.

Принимая во внимание вышеупомянутые соображения, нами была составлена следующая таблица (табл. 2).

Таблица 2

Смертность молоди за период лактации

От каких самок	Число родившейся молоди	Отход (в процентах)				
		1 Отсутствие инстинкта у матери, поедание и затаптывание	2 Разные внешние причины	3 Нежизнеспособность	Всего отхода в процентах	Из них нежизнеспособных в процентах
После 0,025 г тиреоидина	19	6	5	—	57,89	—
После 0,05 г	83	—	11	7	21,68	8,43
После разовой дозировки 0,3—0,5 г	88	18	1	8	30,67	9,09
После разовой дозировки 0,7 г	188	2	10	7	10,10	3,72
Контроль	244	43	—	18	25	7,33

Из этой таблицы видно, что хотя общий процент отхода у опытных животных сильно вариирует по сравнению с контролем, но процент отхода в результате нежизнеспособности колеблется от 6 до 9, а в потомстве из группы 4 он даже снижен (3,72).

Ввиду разного количества животных в отдельных опытных группах мы сделали суммарный подсчет процента смертности всех опытных групп (табл. 3). В этот подсчет не вошли животные 3-й группы, матери которых получали такую незначительную разовую дозу тиреоидина во время беременности, что она вряд ли могла воздействовать на плод.

Таблица 3

Суммарный процент смертности молоди за период лактации

	Число родившейся молоди	Весь отход в %	% отхода от нежизнеспособности
Опыт	290	29,89	6,07
Контроль . . .	244	25	7,33

Как видно в наших опытах, ни длительные дозировки ни разовые не повышали процента смертности помета от опытных матерей по сравнению с контрольными.

ПОЛОВОЙ БАЛАНС

Как ранее упоминалось, есть некоторые указания, что самцы оказываются чувствительнее к вредному влиянию гипертиреоза матери, чем самки. Отмечают даже значительное снижение рождаемости особей мужского пола по сравнению с женским.

По Дональдсону вообще у крыс в период наибольшей производительности — весной (март—май) и осенью (сентябрь — ноябрь) — в половом балансе приносимых пометов количество рождающихся самцов нормально более низко (по сравнению с самками), нежели в другие месяцы (81).

Нормально половой баланс по Грампе на 100♀♀—105,6♂♂ (107,5♂♂ по Кингу и Штотзенбургу) (77, 81).

Ниже приводятся наши подсчеты полового баланса пометов от контрольных и опытных самок.

Таблица 4

Sex-ratio молоди от гипертиреоидизированных матерей

От каких матерей	Месяц родов	Количество исследованных пометов	Количество молоди	Отход не учтен на пол	Из оставшихся	
					самцов	самок
Получавших длительную дозировку 0,025 и 0,05	I—I	1	5	—	5	—
„	III—V	7	42	2	16	24
Получавших разовую дозировку 0,7	I—I	3	23	—	11	12
„	III—V	5	34	8	14	12
Всего . . .	—	16	104	10	46	18
					100 : 100	

Таблица 5

Sex-ratio молоди от контрольных самок

Месяц родов	Количество исследованных пометов	Количество молоди	Отход не учтен на пол	Из оставшихся	
				самцов	самок
I—II	3	22	—	15	8
III—IV	8	56	8	20	28
Всего . . .	11	78	8	35	35
				100 : 100	

Независимо от гипертиреоза матери sex-ratio в опытном потомстве сохранилось нормальным и приближающимся к 100 : 100, так же как и у контроля.

РОСТ

Гормон щитовидной железы принадлежит к регулирующим рост гормонам. Действие его на развивающийся зародыш очевидно интенсивнее, чем на взрослый организм матери. Проявляется ли при тера-

Таблица 6

Рост потомства от опытных и контрольных самок

№	Потомство	Возраст в днях 1—2	5—6	10—11	15—16	20—21	25—26	30—31	35—36	40—41	45—46	50—51	55—56	59—60
1.	От матерей получавших длительную дозировку по 0,025	—	7	15,31	23,43	29,42	39,43	47,45	58,16	61,37	—	82,16	—	—
2.	После длительных дозировок по 0,05	—	7,65	1[illegible],34	15,07	18,86	25,15	34,06	38,65	45,71	[illegible]3,82	60,80	68,31	74,15
3.	После разовой дозировки 0,3—0,5 (мало активной)	5,54	7,73	11,71	17,47	22,53	29,46	36,93	47,00	63,03	73,76	80,17	92,19	99,91
4.	После разовой дозировки в 0,7 (высоко активной)	—	7,95	12,38	17,24	22,05	26,32	33,43	39,90	49,92	61,48	74,14	79,16	96,22
5.	Контроль	5,50	7,59	12,25	17,49	21,38	28,09	37,63	47,17	57,56	64,49	78,24	84,35	99,20

Примечание. На таблице дан средний вес отдельных групп наблюдавшихся животных в граммах. Разовая дозировка 0,7 обозначена высоко активной в отношении стерилизации (давала от 30 до 80% стерильности)

певтических применениях и в эксперименте на зародыш и растущий организм тот или иной эфект от избытка тиреоидина или нет, является вопросом дозировок.

Для ювенального и растущего организма вес и его изменения являются чутким индикатором общего состояния, хотя не всегда колебания в весе молодых животных должны быть объяснены нарушением тех или иных функций, так как их вес тела исключительно лабилен и зависит также от ряда внешних факторов (79, 80, 81). Материалом для нижеприведенной таблицы 6 по изменению веса опытных животных в связи с ростом послужили: 26 пометов от контроля, прослеженных за период лактации, 14 пометов из них—до 40—60-дневного возраста; 9 пометов от самок с разовой дозировкой 0,3 — 0,5 г тиреоидина, прослеженные до 40—60 дней; 12 пометов после дозировки 0,05, прослеженные в течение 40—60 дней; 23 помета от самок, получивших разовую дозировку в 0,7 г, прослеженные до 40—60 дней.

Только от животных, получавших по 0,025 г, материал был очень скуден – всего 3 помета ввиду сильного каннибализма матерей.

Во избежание поедания самками молоди у многих опытных животных крысята взвешивались только спустя 2 — 3 дня после рождения. Как видно из табл. 6, на 5—6-й день вес у всех был одинаков как у опыта, так и у контроля. К концу лактационного периода начинает несколько отставать в росте потомство от матерей, получавших по 0,05 г тиреоидина, и к концу срока наблюдения это отставание равняется 25,05 г в среднем по сравнению с контролем, т. е. разница достигает 25%.

Так как все животные в начале лактации весили одинаково, то возможно, что этот пониженный рост обусловлен качественной неадекватностью материнского молока. Не исключена возможность, что если вводимый избыток тиреоидина и не сказался на внутриутробном

развитии плода, то он мог так или иначе отразиться на лактации самки, тем более что есть некоторые указания на связь гормона щитовидной железы с лактацией. От количества гормона щитовидной железы, вводимого экспериментально, молоко делается то более полноценным и вызывает усиленный рост молоди (60, 61, 62), то менее полноценным и приводит к торможению роста (41, 82).

ЛИТЕРАТУРА

1. Von Borzystowsky, Über den Schwangerschaftskropf, Diss., 1902.— 2. Bram J., Amer. Jour. Obst. Gyn., 1922.—3. Cameron, Endocrinology and metabolism, 1924.—4. Chaudhuri, Brit. J. Exp. Biol., 5, 1928.—5. Chidester F. u. Jnsko J., Amer. Nat., LXIII, 1929.—6. Chouke K., Endocrinology, 14, 1930.—7. Courrier K. et M. Aron, Compt. rendus Soc. de biol., 100, 1929.—8. Davenport C. and Swingle W., The Journ. of exper. Zool., 1927.—9. Doderlein G., Innere Sekretion und Fortpflanzung, 1927.—10. Doderlein G., Beitr. path. Anat., 83, 1929.—11. Dulzetto, F. arch. de biol., 40, 1930.—12. Evans H., Memoirs of the univ. of Cal. vici, 1927.—13. Fellenberg, Biochem. Z., 139, 1923.—14. Fenger F., J. Biol. chem., 14, 1913.—15. Idem, J. Biol. chem., 17, 1914.—16. Frei W., Schweiz. Arch. Tierheilk. 71, 1929.—17. Freund H., Dtsch. Z. Chir., 31, 1891.—18. Furuya K., Biochem. Ztschr., 147, 1924.—19. Gardinier-Hill H., The Lancet, 216, 1929.—20. Götzl A., Wiener. med. Woch., 1929.—21. Gruickshank M., Biochem. J., 1929.—22. Gudernatsch J., Amer. Journ. of Anat., 15, 1913.—23. Gudernatsch J., Anat. Rec., IX, 1915 a.—24. Idem, Amer. Jour. Phys., XXXVI, 1915 b.—25. Haecker V., Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 43.—26. Hammet F., Journ. Metab. Research., 2, 1922.— 27. Hill H., Quart. J. Med., 1929.—28. Hofmeister F., Beitr. clin. Chir., XI, 1893.— 1894.—29. Hoskins K., Amer. Jour. Phys., XXVI, 1910.—30. Idem, Exp. Zöol., 21, 1916.— 31. Hyman H. and Kessel L., Jour. Amer. Med. Assoc., 1927.—32. Кабанов, Вестник эндокринологии, т. I, 1925.—33. Кливанская, Кроль, К морфологии экспериментального гипертиреоидизма, 1927.—34. Kunde M. A. Carlson and T. Pound Amer, J. of Physiol., LXXXVIII, 1929.—35. Leitch, Biochem. J., 20, 1929.—36. Loeb., Jour Med. Research., 40, 1919.—37. Idem, Am. J. Pathol., 5, 1929.—38. J. Long and H. Evans Anat. Rec., 18, 1920.—39. Idem, Anat. Rec., 21, 1921.—40. Idem, Unio of Calif. Memoirs, VI, 1922.—41. Lukacs, Archiv für Kinderheilkunde, 91, 1930.—42. Martin Pharm. J., 89, 1912.—43. Marza E. et Marza V., Compt. rend. Soc. de biol., 101, 1929.— 44. Maurer and Ducrue, Biochem. Z., 193, 1928.—45. Mussey K., Journ. Amer. Med. Assoc., I, XXXVII, 1926.—46. Mussey K., Plummer W. and Bootby W., Collected Papers of the Mayo Clinic, XVIII, 1926.—47. Nosaka, Folia Endocrin. Japan., 2, 1926.—48. Okuneff, Zbl, Path., 32, 1922—49. Parhon C., Zoolog. Berich., 90, 1924.—50. Parhon-Parhon, Endocr. e Patol. Constituzionale, Roma, 1922.—51. Riddle O. and Fischer W., Amer. J. Physiol., 72, 1925.—52. Rowe A., Endocrinologie, 1930.—53. Schütz F., Pflüg. Arch., 216, 1927.—54. Seidel, Fenger, J. Biol. Chem, 1912.—55. Idem, J. Biol. chem., 1913.—56. Seitz Franz. Deuts. Ges. f. Gyn., 1913.— 57. Seitz und Leidenius, Ztsch. f. Konstitutionslehre., 10, 1925.—58. Siedentopf, H., Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynaek., 85, 1930.—59. Spöttel W., Ztschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte, 1929.—60. Takahaschi, Folia Endocrin. Japan., 5, 1929.—61. Idem, Ibidem, 1929.—62. Idem, Ibidem, 1929.—63. Tatum A., Journ. Exper. Med., XVII., 1913.—64. Torino et Ruf. Compt. rendus dès seances. 1929.— 65. Weibgen, Zur Morphologie der Schilddrüse des Menschen. Münch. med. Abh.. 1891.—66. Weichert Ch., Physiol. Zool., 1930.—67. Wegelin C., Handbuch der speziellen Anatomie, Berlin, 1926.—68. Wilson R., Amer. Journ. of surg., 1929.— 69. Завадовский Б. М., Вестник эндокринологии, т. I, 1925.—70. Он же, Журнал экспериментальной биологии и медицины, т. 5, 1927.—71. Завадовский Б. М. и Рохлина М. Л.—72. Хрусталев А, О патологоанатомических изменениях в некоторых внутренних органах при базедовой болезни, Диссерт., 1913—73. Линтварева Н., Труды лаборатории экспериментальной биологии Московск. зоопарка, т. 5, 1929.—74. Постоев, Физиология щитовидной железы. Труды общ. науч. медиц. и гигиены при Харьк. ун-те, 1913.—75. Тереза С. И., О механизме стерилизующего действия экспериментального гипертиреоза на беременность белой крысы. Труды по динамике развития, т. X (печатается), 1934 г.—76. Sabotta J. and Burckhard, Anat. Hefte, 1910.—77. King H. D. and Stotsenburg J., Anat. Record, 9, 1915.—78. King, H. D., Anat. Rec., 20, 1921.—79. Idem, Ibidem, 9, 1915a.—80. Idem, Ibidem., 1923.— 81. Donaldson H., The rat, 1924.—82. Lukacs, Abst. Chem., 25, 1931.—83. Evans H. and Bishop K., J. of Metabolic Research, 3.—84. Hammet F., Am. J. of Physiol., 68, 1924.—85. Idem, Ibidem, 1925.—86. Schimidzu Y., Ibidem, 52, 1920.— 87. Idem, Ibidem, 1922.—88. Тренделенбург, Гормоны.—89. Traité de physiologie normale et pathologique. XI. Reproduction et croissance, Paris., 1934.—90. H. A. Marall, The physiology of reproduction, 1922.

ON THE PROBLEM OF INTERRELATION BETWEEN THE THYROID-GLAND AND THE FEMININE REPRODUCTIVE SYSTEM

S. Teresa

Summary

1. The daily injections of 0.025 gr. of thyreoidin to pregnant white rats over a period of 7—21 days and single injections of 0.7 gr. (in the first period of pregnancy) cause the sterilization of 50—80% among the total number of treated females belonging to different series; in other animals of the same series this treatment does not produce any noticeable effect on the development of foetus.

2. The hyperthyreosis of females of the second group, which proved to be fertile, does not increase the death rate of the offspring, the number of the young in a litter, the growth and the sex ratios being normal.

3. The daily injections of 0.05 gr. of thyreoidin over a period of 8—14 days act approximately in the same way, causing sterilization of 50—76% in different series and seeming to be without any marked effect as to the development of embryos in the females that retain their sterility in those series.

The foetus is born at right time. The death-rate, the number of the young in a litter and the sex ratio are simular to those of the control.

By the end of the period of lactation a certain backwardness of growth is to be noticed.

It may be assumed that in this case the hyperthyreosis of the mother had a certain effect on the process of lactation.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП 1

АНТИКЛИНИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ОСВЕЩЕНИЕ

Бронислав Домбровский (Алма-Ата)

На основании сопоставления палеонтологических данных, касающихся строения позвоночника главным образом Ichthyopsida и Sauropsida, Абель (1924) пришел к заключению, что „позвонок есть физиологическое, но совсем не морфологическое понятие" (стр. 317). Ту же мысль можно видеть и в утверждении Versluys (в голландском учебнике сравнительной анатомии: Ihle, Kampena и др., 1927) относительно позвоночника, что „применение понятия гомологии является здесь исключительно трудным" (стр. 108). К аналогичным выводам приводит и наше исследование.

В позвоночнике млекопитающих есть группа признаков, встречающихся то обособленно то в связном комплексе и представляющих особенный интерес для функционального анализа морфологических структур. Это так называемая антиклиния в узкой трактовке — склонение остистых отростков туловищных позвонков к одному из них, обычно остистому отростку X—XII грудного позвонка.[1]

Наиболее характерные особенности „антиклинного" позвонка состоят в следующем. Во-первых, остистый отросток его или направлен прямо вверх или же очень уменьшен, тогда как остистые отростки впереди от него расположенных позвонков склонены назад, а расположенных позади — склонены вперед. Во-вторых, сосцевидные отростки (метапофизы) туловищных позвонков имеют неодинаковое развитие и положение впереди и позади этого, так сказать, переходного позвонка: большие по размерам и располагающиеся более медиально (на суставных отростках) в заднем отделе позвоночника, в переднем они и меньше и сидят более латерально (на поперечных отростках); переходный или антиклинный позвонок имеет при этом отростки промежуточного типа; сильно уменьшены на нем и добавочные отростки (анапофизы), быстро исчезающие по направлению вперед. Наименее освещен авторами, но наиболее постоянен третий признак: изменение на переходном позвонке положения суставных площадок; тогда как на впередилежащих позвонках они являются

[1] Этот позвонок охарактеризован как „noeud du mouvement" (Strauss—Dürkheim, (1845), как „antiklinische Wirbel" (Burmeister, цит. по Giebel), название, принятое Flover (1888), Gottlieb (1914) и др.; как „diaphragmatische Wirbel" (Giebel, 1853 и 1874), также его называет и Valois: „vertébre diaphragmatique" (1920—1922), как „vertebra intermedia" — Lucas (цит. по Stromer), как „Übergangswirbel" — Stromer. (1902) и как „Wechselwirbel" (H. Gadow, 1929; ранее он называл его „Grenswirbel"). Литературу до 1914 г. см. у Gottlieb (Morph Jahrb., 49, 1914).

более или менее горизонтальными, причем постзигапофизы налегают сверху на презигапофизы, покрывая их черепицеобразно, — на позадирасположенных позвонках суставные фасетки сагитальны, и постзигапофизы охватываются презигапофизами с боков, следовательно снаружи; переходный позвонок имеет при этом оба рода фасеток: на передних суставных отростках — горизонтальные, а на задних — сагитальные, и разделяет таким образом два типа позвонков: передний — грудной и задний — поясничный[1].

Исследовав морфологию интересующих нас признаков на 260 скелетах, принадлежащих к 160 видам из всех отрядов кроме Tubulidentata и Dermoptera, мы можем следующим образом систематизировать результаты наших наблюдений.

Наибольшее количество туловищных (т. е. грудных и поясничных) позвонков[2] имеется у обыкновенного дельфина (34—37) и некоторых других китов, у дамана (29—30), двупалого ленивца (26—27), слонов (22—23), непарнокопытных (22—24), сирен (до 23); наименьшее — у броненосцев (например Dasypus) (14—15); наиболее обычным числом является 19—20 позвонков (сумчатые, грызуны, хищные, жвачные и др.). Как правило данная систематическая группа имеет постоянное число туловищных позвонков за исключением Xenarthra и китов: у первых оно колеблется от 27 (двупалый ленивец) до 14 (Dasypus и др.), у вторых — от 37 (обыкновенный дельфин) до 19 (Hyperoodon). Наблюдаются, правда, незначительные колебания и в других отрядах.

У всех млекопитающих кроме китов большое количество туловищных позвонков сопровождается наличием большого числа грудных позвонков (ленивцы, слоны, сирены, неравнокопытные); у китов же в противоположность этому при увеличении числа туловищных наблюдается увеличение числа поясничных позвонков. Принимая во внимание, что грудной отдел позвоночника отличается главным образом наличием ребер и следовательно может быть назван респираторным отделом позвоночника[3], а поясничный отдел имеет особенно значительно развитую длинную разгибательную мускулатуру (m. longissimus), благодаря чему он может быть назван локомоторным, можно позвоночник первой группы (т. е. имеющий большое количество грудных позвонков) охарактеризовать как преимущественно респираторный, а позвоночник китов как преимущественно локомоторный.

В случаях среднего количества туловищных позвонков (19—20) соотношение в числе грудных и поясничных, постоянное для видов и родов, в высших систематических группах может изменяться таким образом, что уменьшение числа грудных позвонков сопровождается увеличением числа поясничных; следовательно в этих случаях уменьшение респираторного отдела позвоночника идет соответственно с увеличением его локомоторного отдела (см. ряды: тюлени[4], медведи, кошки; бобр, крыса, заяц[4] и др.), и мы могли бы говорить здесь об известного рода противоречиях между локомоторной и респираторной ролью позвоночника.

---

[1] Подобный же, хотя и менее резко выраженный, но зато более постоянный переход имеется и на границе грудного и шейного отделов позвоночника (переход на I или II грудном позвонке от широко расставленных зигапофизов шейных позвонков к сильно сближенным грудным). Однако в настоящий момент он нас не интересует.

[2] Данные Фловера (Einleitung in die Osteologie, 1888) нами также учтены.

[3] То, что он является одновременно опорным для движений шеи и для передних конечностей (особенно часть его, несущая так наз. „Tragrippen", мы оставляем здесь без внимания.

[4] Вместо тюленей можно поставить россомаху (Gulo) или носуху (Nasua), вместо зайца — тушканчика или белку и т. д.

Локализация указанных выше переходных структур позвоночника (т. е. переходного позвонка или переходных позвонков, когда эти структуры не сконцентрированы) находится в некотором соответствии с типом позвоночника (преимущественно респираторным или преимущественно локомоторным), хотя и не совпадает с делением его на грудной и поясничный отделы.

Наличие большого количества грудных, следовательно несущих ребра, позвонков сопровождается нерезко выраженным и постепенным переходом по суставным площадкам и по сосцевидным отросткам; при этом только первый из этих признаков локализуется более или менее определенно, а именно—или в заднепоясничной, или в переднепоясничной, или в заднегрудной области, т. е. в большей или меньшей близости к крестцу (у 2—3-летнего индийского слона переходным является I крестцовый и намечается переход на поясничных позвонках[1], у 3—4-летнего — переходные структуры выступают с I поясничного по XVIII грудной, у 22-летнего — с XX по XVI грудной, у 40-летнего — на XVI грудном; у тапира — с V по II поясничный; у ленивцев — со II поясничного по предпоследний грудной и т. д.); антиклиния в собственном смысле слова (т. е. изменение в направлении остистых отростков) в этом случае или отсутствует (слоны, ленивцы), или только намечается (тапир), или же, если имеется, не совпадает с переходом по суставным площадкам (лошади). Таким образом респираторный тип позвоночника характеризуется переходом постепенным и расположенным довольно близко к крестцу, соответственно с чем локомоторный отдел выявлен слабо и нерезко отграничен от респираторного; тип передвижения (локомоции) этого рода обозначим условно как первый тип.

С уменьшением числа грудных и соответственным увеличением числа поясничных позвонков наблюдается образование резкого перехода по суставным площадкам (которые, правда, у грызунов, некоторых приматов и др. могут принимать вместо сагитального косое положение). При этом становится резким и переход по сосцевидным отросткам, который в таких случаях всегда или почти всегда совпадает с переходом по суставным площадкам. Что же касается антиклинии остистых отростков, то она или может отсутствовать (у животных с сильно выраженной способностью свертываться, как ехидна, броненосцы, ящер, многие сумчатые, еж и др.) или же слабо выражена и в таком случае не совпадает с переходом по двум другим признакам (некоторые ластоногие, медведи и т. д.). Во всех этих случаях сгибательные возможности позвоночника являются более эфективными, чем разгибательные[2], и разгибание спины не характеризует способ передвижения этой группы животных; данный тип передвижения (локомоции) с преобладанием сгибания позвоночника условно обозначим как второй тип.

Наконец можно выделить третью группу животных, куда относятся лучшие бегуны, передвигающиеся не только посредством конечностей, но и с помощью сгибания-разгибания позвоночника (большинство хищных, многие грызуны, низшие приматы и др.). Эта группа характеризуется резким переходом не только по суставным площадкам и сосцевидным отросткам, но и по остистым отросткам

---

[1] Возможно, что в данном случае мы в I крестцовом имеем дело с ассимилируемым в крестец последним поясничным позвонком; такая ассимиляция имеет место во многих отрядах.

[2] Вирхов (Morph. Jahrb., 60, 1929) подчеркивает недостаточность разгибательных возможностей у Monotremata. В большей степени известно нам это для всех Edentata и мн. др.

(резко выраженная собственно антиклиния). В противоположность предыдущей группе здесь разгибательные возможности являются более характеризующими, чем сгибательные[1]. Этот тип передвижения обозначим как третий тип.

Таким образом увеличение локомоторного отдела позвоночника сопровождается все большей, так сказать, концентрацией переходных структур и все более резко выступающей границей между локомоторной и респираторной частями позвоночника. Однако переходный позвонок почти никогда не переступает середины туловищного отдела позвоночника; иными словами, число позвонков респираторного и локомоторного типа уравнивается, что является следовательно оптимумом для четвероногих млекопитающих.

Однако этот оптимум нарушается у животных, потерявших задние конечности, как например у китов. В связи с переходом локомоторной функции к хвостовому отделу позвоночника и, так сказать, дедиференциации крестца в позвоночнике этих животных происходят большие сдвиги: значительно увеличивается его локомоторный отдел, причем поясничные позвонки получают ясные отпечатки „каудализации", т. е. уподобления их хвостовым, уменьшается число грудных позвонков, сокращается количество стернальных ребер, и переходная область передвигается в передне-грудной отдел, достигая иногда даже VII шейного позвонка (установлено на 2 экземплярах Balaenoptera acuto-rostrata). Переход в этих случаях является постепенным, и антиклиния остистых отростков, если она имеется (дельфин), нерезко выражена и не совпадает с переходом по двум другим признакам. Таким образом в этом преимущественно локомоторном типе позвоночника мы имеем антипода типу респираторному, аналогичного однако в том отношении, что как там, так и здесь переход выражен постепенно и нерезко. Этот тип передвижения условно можем обозначить как четвертый тип[2].

То обстоятельство, что отмечаемые нами выявление переходных признаков и характер локализации их стоят в связи с эволюцией позвоночника млекопитающих как аппарата передвижения и являются таким образом как бы неким „локомоторным показателем", явствует также из наличия определенных корреляций между этими признаками и другими локомоторными структурами.

Так, изменение у млекопитающих горизонтальных суставных фасеток в сагитальные можно поставить в связь с хорошо развитыми конечностями, с высоким положением туловища и следовательно с большей эфективностью изгибаний позвоночника в вертикальной плоскости, чем в горизонтальной; появление этого изменения именно в задней части туловищного отдела позвоночника в непосредственной близости к крестцу—с малоподвижностью крестцово-подвздошного сочленения („тугой" сустав), укрепленного сильным пассивным связочным аппаратом, в противоположность пресмыкающимся с их горизонтальными фасетками во всем туловищном отделе позвоночника, низким положением туловища благодаря слабым конечностям с изгибанием тела в горизонтальной плоскости, с укреплением таза в значительной степени посредством активной мускульной связи (ср. Домбровский,

[1] Блюнтшли (Morph. Jahrb., 44, 1912), сравнивая сгибательные и разгибательные возможности макаки (наш третий тип) и шимпанзе и человека (наш второй тип), приходит к выводам, которые в общем говорят в пользу принимаемых нами разграничений локомоторных типов.

[2] Кроме этих четырех типов встречаются переходы между ними и, так сказать, отклонения от них; к последним можно отнести строение позвоночника Sirenia, сохранившего респираторный тип в связи с их малоподвижностью и примитивным „пузыревидным" строением легких.

1930)[1]. Говоря коротко, появление сагитальных суставных площадок в непосредственной близости крестца и распространение этого процесса вперед могут быть поставлены в связь с усилением конечностей, укреплением подвздошно-крестцового сочленения и выработкой нового способа передвижения.

Переход по сосцевидным отросткам находится в непосредственной связи с характером диференциации разгибательной мускулатуры спины: при постепенном переходе этих отростков из медиального положения в латеральное (следуя сзади наперед) постепенно изменяются и обе главные системы m. erectortrunci: расположенный латерально от гряды метапофизов m. longissimus и медиально от нее m. transversospinalis: первый, мощный в поясничной области, по направлению вперед ослабевает, а второй, слабый в пояснице, в грудной области усиливается; если первый является наиболее сильным и эфективным разгибателем туловища, то второй — столь же мощным разгибателем шеи и головы. Резкий переход по сосцевидным отросткам связан с глубокими и резкими различиями и в распределении мускулатуры переднего и заднего отделов туловища[2]. Таким образом диференциация позвоночника на отделы по сосцевидным отросткам знаменует дальнейшую эволюцию передвижения на высоких конечностях.

Наконец изменение в наклоне остистых отростков, или собственно антиклинию, можно поставить в связь с диференциацией и распределением m. transverso-spinalis и особенно m. spinalis, который в случае резко выраженной антиклинии обходит остистый отросток переходного позвонка, не прекрепляясь к нему, и таким образом соединяет остистые отростки позвонков, располагающихся впереди и позади от „диафрагматического“[3]. Резкая диференциация обоих отделов по остистым отросткам является, так сказать, завершением эволюции четвероногого способа передвижения млекопитающих.

Учитывая несовпадение этих структур в одних случаях и совпадение их в других, именно в зависимости от того, слабо ли или хорошо выраженной является локомоторная роль позвоночника, мы можем говорить об известном автономизме данных признаков, дающих в результате у наиболее специализированных форм единый сложный комплекс (Felidae, Mustelidae и мн. др.).

Учитывая наличие сходных рядов в изменении структур в различных отрядах млекопитающих (сумчатые, хищники, приматы и др.), мы не можем придавать им филогенетического значения и должны считать их параллелизмами, возникшими независимо друг от друга, так сказать, „полифилетически“, как результат сходного способа передвижения и сходного его изменения.

В онтогенезе этих признаков наблюдаются два типа их выявления: тип формирования в постэмбриональный период развития, что нам известно для суставных фасеток (слон, см. выше), и тип, так сказать,

---

[1] Сагитальные фасетки образуются не только впереди, но и позади крестца, но также в непосредственной к нему близости: они имеются в начальной части хвостового отдела позвоночника муравьеда, бобра, носухи, льва, волка, кенгуру и мн. др.; у крокодила же они появляются только в средней трети хвоста (следовательно вдали от крестца). У птиц, обладающих очень прочным соединением крестца с тазом (т. е. находящихся в условиях, до некоторой степени аналогичных млекопитающим), туловищные позвонки также имеют сагитальные площадки (страусы африканский и американский).

[2] По этому вопросу см. особенно Vallois в Sciences medicales 1920, в Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie, 1920 и 1921, в Archives de Morph. génér. et experim., 13, 1922; в нашей лаборатории исследована разгибательная мускулатура хищных и верблюда (Семушкин, Anat. Anz., 77, 1934) с аналогичными выводами.

[3] См. Валлуа (Vallois), Семушкин и для утконоса — Вирхов, 1929.

преформирования, т. е. наличие типичных для взрослых форм переходных структур у поздних эмбрионов и только что рожденных особей (лев, кошка, собака, лось). Первый тип встречен у животного со слабо выраженным локомоторным отделом позвоночника, с нерезкими переходными структурами (и даже отсутствием антиклинии остистых отростков), второй — у животных с наиболее совершенной диференциацией локомоторного отдела позвоночника и с концентрированными переходными структурами.

Таким образом перед нами как будто бы биологический парадокс: структуры, несущие явственно функциональные черты и притом не срегулированные до некоторой степени случайно, но регулируемые в их взаимозависимости (ср. фиксацию фаз или стадий по Северцову[1] при эволюции конечностей от стопоходящего типа к пальцеходящему с эволюцией в том же ряду переходных структур позвоночника, например медведи — кошки), в большинстве случаев оказываются уже сформированными у эмбрионов и только что рожденных детенышей и только исключительно редко формируются постэмбрионально при посредстве функции (выступающей или как фактор реализации или как фактор детерминации, в данном случае это не важно), — тогда как от этих явственно функциональных структур следовало бы ждать как раз обратного.

Однако на наш взгляд этот парадокс коренится не в биологии животных, но в нашей логике: именно — в довольно еще распространенном взгляде на эволюцию как на процесс регулирования естественным отбором нерегулируемых эмбриональных изменений, а в связи с этим — и в недооценке роли функции в трансформации животных и в разрыве морфологического и функционального аспектов и исследований. Парадокс в том, что для многих морфологов форма стала „Ding für sich", а функция — „Ding für Nichts"[2], несмотря на неразрывную их связь, когда всякое изменение функции неизбежно сопровождается изменением структуры, а изменение структуры — изменением функции.

ЛИТЕРАТУРА

Abel O., Lehrbuch der Paläozoologie, 1924. — 2. Blumtschli H. Beziehungen zwischen Form und Funktion der Primatenwirbelsäule, Geg. Morph. Jahrb., 41, 1912.— 3. Dombrowski B., Zur Phylotektonik der respiratorischen Muskulatur der Reptilien und Säugetiere, Zeitschr. f. Anat. u. Entw., 92, 1930.— 4. Flower W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere, 1883. — 5. Giebel, Mammalia. in Bronn's kl. u. Ordn., 1874.— 6. Gottlieb H. Die Antiklinie der Wirbelsäule der Säugetiere, Geg. Morph. Jahrb., 49, 1914.— 7. Sewertzoff A. N., Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena, 1931. — 8. Sjomuschkin N., Zur Morphologie der Rückenstreckmuskeln des Trampeltieres, Anat. Anz., 77, 1933.—9. Stromer v, Reichenbach E., Die Wirbel der Landraubtiere, ihre Morphologie und systematische Bedeutung, Zoologica, 36, 1902.— 10. Vallois H., La signification des apophyses mamillaires et accessoires des vertébres lombaires. Comptes rendus des séances de la Soc. und de Biologie, 83, 1920.—11. Idem, La vertèbre diapragmatique et la séparation des colonnes dorsale et lombaire chez les mammifères, Ibidem, 85, 1921.— 12. Idem, Les muscles de l'épisôme... cher les mammiferes quadrupèdes... chez les Cétacés... chez les Primates, Sciences Médicales de Montpellier, 1920.— 13. Idem, Les transformations de la musculature de l'épisôme chez les vertébrés, Archives de morph. génér. et experim., 13, 1922.— 14. Versluys J. Das Skelet. im Lehrb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt.. 1927.— 15, Virchow H., Die Eigenform der Tigerwirbelsäule, Zeitschr. f. Anat. u. Entw., 78, 1926. — 16. Idem, Die tiefen Rückenmuskeln des Ornithorhynchus, Geg. Morph. Jahrb., 60, 1929.

[1] Morphol. Gesetzmässigkeiten der Evolution, 1931.

[2] Особенно это относится к современному идеалистическому направлению в морфологии (Lubosch, Naef., H. Virchow и др.). Интересными попытками выяснения роли функции для морфогенеза мы обязаны Гармсу (Zeitschr. f. wiss. Zool., 133, 1929) и Машковцеву.

DIE ANTIKLINIE BEI DEN SÄUGETIEREN IN FUNKTIONELLER BELEUCHTUNG

Bronislav Dombrovski (Alma-Ata)

Die Antiklinie in der Wirbelsäule der Säugetiere besitzt eine erhebliche Bedeutung bei der funktionellen Analyse morphologischer Strukturen.

Die Hauptmerkmale des antiklinischen Wirbels bestehen in folgendem: sein Dornfortsatz ist entweder vertikal nach oben gerichtet oder sehr klein, während die vor ihm liegenden Dornfortsätze nach hinten gerichtet, die hinter ihm befindlichen nach vorn gerichtet sind; die Warzenfortsätze der Rumpfwirbel zeigen eine verschiedene Entwicklung und Lage vor und hinter diesem Übergangswirbel: die grösseren und medialer gelegenen (auf den Gelenkfortsätzen) befinden sich im hinteren Abschnitt der Wirbelsäule, im vorderen Abschnitt sind sie kleiner und liegen lateraler (auf den Querfortsätzen); der Übergangswirbel besitzt dagegen Fortsätze von intermediärem Charakter; am wenigsten beachtet ist das dritte, beständigste Merkmal: die Veränderung der Lage der Gelenkflächen bei dem Übergangswirbel; wahrend sie bei den vorderen Wirbeln mehr oder weniger horizontal sind, wobei die Postzygapophysen schindelartig die Praezygapophysen bedecken, sind die Gelenkfazetten bei den hinteren Wirbelnsagittal, ihre Postzygapophysen umfassen die Praezygapophysen von aussen; der Übergangswirbel besitzt dabei beide Fazettenformen: an den vorderen Gelenkfortsätzen horizontale, an den hinteren sagittale; dadurch trennt er zwei Wirbeltypen: den thorakalen vom lumbalen.

Die Umwandlung der horizontalen Gelenkfazetten in sagittalle steht offenbar im Zusammenhang mit der starken Entwicklung der Gliedmassen, dem hochgelegenen Rumpf, somit mit einer grösseren Biegsamkeit der Wirbelsäule in senkrechter als in wagerechter Richtung. Das Auftreten dieser Veränderung gerade im hinteren Teil des Rumpfes in unmittelbarer Nähe des Kreuzes (Elephas, Tapirus, Choloepus u. a.) erklären wir durch die geringe Beweglichkeit des Articulus sacroiliacus, der durch einen starken passiven Bandapparat gehalten wird (im Gegensatz zu den Reptilien mit ihren horizontalen Fazetten im ganzen Rumpfteile der Wirbelsäule, und dem durch schwache Gliedmassen tiefgelagerten Körper dessen Bewegungen vorwiegend in horizontaler Richtung erfolgen; bei diesen wird das Becken in bedeutendem Masse durch aktive muskulöse Verbindungen festgehalten (vergl. Dombrowski, 1930). Kurz, das Auftreten sagittaler Gelenkfazetten in unmittelbarer Nähe des Kreuzbeines und das Fortschreiten dieses Prozesses nach vorn kann mit einer Verstärkung der Gl edmassen, mit der Art der Befestigung des Hüftkreuzbeingelenkes und mit der Entstehung einer neuen Lokomotionsart im Zusammenhang gebracht werden.

Der Übergang in den Proc. mamillares hängt unmittelbar mit der Differenzierungsart der Streckmuskulatur des Rückens zusammen. Beim allmählichen Übergang dieser Fortsätze aus der medialen Lage in die laterale (von hinten nach vorn) verändern sich allmählich auch beide Hauptsysteme des M-erector trunci; der lateral vom Grat der Metapophysen gelegene M. longissimus und der medial von demselben liegende M. transversospinalis; ersterer ist im Lendengebiete stark und wird nach vorn zu schwächer, letzterer ist im Lendengebiete schwach und verstärkt sich im Brustgebiete; während ersterer der stärkste und effektivste Rumpfstrecker ist, ist der zweite ein ebenso starker Strecker des Halses und Kopfes. Der scharfe Übergang in den Proc. mamillares ist auch mit grossen und scharfen Unterschieden der Muskulaturverteilung im vorderen und hinteren Rumpfteile verbunden (Vallois, 1922; Sjomuschkin, 1933; über die Mm. rotatores vergl. H. Virchow, 1926). So kennzeichnet die Differenzierung der Wirbel-

säule in Gebiete, nach den Warzenfortsätzen, eine weitere Evolution der Fortbewegung mit langen und starken Gliedmassen.

Die Veränderung der Neigung der Dornfortsätze kann man mit der Differenzierung und Verteilung des M. transversospinalis und besonders de M. spinalis in Zusammenhang bringen; letzterer überspringt bei ausgeprägter Antiklinie den Dornfortsatz des Übergangswirbels und verbindet so die Dornfortsätze der Wirbel, welche vor und hinter dem diaphragmatischen liegen (Vallois, 1922; H. Virchow, 1929; Sjomuschkin, 1933). Die starke Differenzierung beider Teile nach den Dornfortsätzen bildet gewissermassen den Gipfel der Evolution der vierfüssigen Fortbewegung der Säugetiere.

Wir können von einer gewissem Autonomie dieser Merkmale sprechen, welche schliesslich — bei den spezialisiertesten Formen einen einheitlichen Komplex ergeben (Felidae, Mustelidae u. a.).

Ziehen wir das Vorhandensein ähnlicher Reihen in der Veränderung der Strukturen bei verschiedenen Ordnungen der Säugetiere (Marsupialia, Carnivora, Primates u. a.) in Betracht, so können wir ihnen keine phylogenetische Bedeutung beimessen, sondern müssen sie als Parallelismen betrachten.

In der Ontogenese dieser Merkmale beobachten wir zweierlei Typen: den „Formierungstyp" in der postembryonalen Entwicklung, der uns für die Gelenkfazetten bekannt ist (Elephas maximus), und den Typus der „Präformierung", d. h. das Vorhandensein von Übergangsstrukturen, die für erwachsene Formen typisch sind, auf späteren Embryonalstadien und bei Neugeborenen (Löwe, Katze, Hund, Elch). Ersteren Typus fanden wir bei einem Tiere mit schwach ausgeprägtem lokomotorischen Teil der Wirbelsäule und undeutlichen Übergangsstrukturen, den zweiten bei Tieren mit der vollkommensten Differenzierung des lokomotorischen Teiles der Wirbelsäule und mit konzentrierten Übergangsstrukturen.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ КАРПА

1-е сообщение

В. С. Кирпичников и Е. И. Балкашина

(Институт прудового рыбного хозяйства)

I. ВВЕДЕНИЕ

В связи с значительным ростом культурного карповодста в СССР за последние годы особое значение приобретает заселение вновь открываемых и уже работающих хозяйств карпами наибольшей продуктивности. Мы сталкиваемся однако с полным отсутствием данных по племенным качествам наших производителей и с отсутствием каких бы то ни было указаний на способы наследования хозяйственно-ценных признаков карпа.

Первой попыткой сбора материалов по генетике карпа и является настоящий очерк. Основываясь на предварительных полученных нами генетических данных, мы также ставили своей задачей выяснение путей, по которым пойдет в дальнейшем генетико-селекционная работа в карповодстве.

Большое значение мы придавали выработке определенных схем скрещиваний резко различных по своим качествам производителей, которые давали бы возможность использовать наблюдающийся часто при этом повышенный рост гибридов—так называемый „гетерозис".

Работа включает в себя таким образом генетический и биометрический анализ произведенных скрещиваний, описания „сеголетков" ряда популяций рыбхозов Московской области и опыт оценки возможных направлений и методов селекции, оценки роли генетики в селекционной работе с карпом.

Эта работа является первой в ряду работ, посвященных изучению генетики карпа. Авторы считали необходимым поэтому предпослать ей краткий исторический обзор литературы и пытались осветить также современное состояние вопроса о „расах" карпа.

Авторы приносят глубокую благодарность за многие ценные указания проф. Н. К. Кольцову, Д. Д. Ромашову, Б. И. Черфасу, а также искренне признательны К. Н. Будникову за консультации в процессе работы по ряду вопросов и любезное разрешение воспользоваться некоторыми из его опытных материалов.

II. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Культурное карповодство в Европе ведет свое начало от XIII—XIV в., когда впервые по Леонгарду (Leonhardt, 1906) и по Гофману (Hof-

mann, 1927) дикий карп, или, как мы будем далее его называть, сазан, стал искусственно разводиться в прудах[1]. Вначале он только выдерживался в специальных водоемах после вылова из рек, к XV в. относятся первые достоверные сведения о разведении карпа. Уже через столетие можно было установить наличие многих местных вариететов карпа, а в середине XVII века (1663) были известны уже „зеркальные“ и „голые“ карпы, а также настоящий типичный высокоспинный „айшгрунд“. Однако долгое время не было обобщающих описаний культурного карпа, и лишь в 90-х годах XIX века Хофер (Hofer, 1898) говорит впервые[2] о наличии 5 настоящих „рас“ карпа (высокоспинные айшгрундская и галицийская, широкоспинные лаузицкая, богемская, франкская) и ряде локальных „штаммов“ пород. Его схему дополняет и расширяет Вальтер (Walter, 1901), разделяя высокоспинные и широкоспинные расы на короткие и длинные, а эти последние—на узкие и широкие. Вальтер для разделения рас вводят понятие „Dimensionverhältnisse“—отношение длины к наибольшей высоте тела (сокращенно L/H), употребленное уже до него Хофером. В 1924 г. при непосредственном участии Вальтера немецким союзом рыбоводов для 4 основных „рас“ были установлены определенные стандартные показатели с целью, как пишет Вальтер, по возможности упорядочить селекцию карпа. Эти стандарты, особенно по галицийскому (стандартными признавались только „линейные“ с наличием чешуи по средней линии, так называемые „Zeilkarpfen“, см. рис. 1d) и франкскому (к стандартным относились лишь голые с отношением $\frac{L}{H}=3$) карпу, вызвали очень много возражений и сейчас уже потеряли свою ценность. Работами Гофмана (1927), Демолля, Плен и Вальтера (Demoll, Plehn, Walter, 1928), Черняева и Новака (Cernajev und Nowak, 1932) и др. было показано, что благодаря непрерывно идущим скрещиваниям между „расами“ и отбору отношение $\frac{L}{H}$ как для этих основных „рас“, так и для многих так называемых „пород“ (штаммов) резко изменилось. В настоящее время, основываясь на ряде работ, мы можем говорить о следующей картине распространения и особенностей важнейших „рас“ и „пород“ карпа: мы при этом не разделяем их на высоко- и широкоспинные.

1. Айшгрундская „раса“ (рис. 1e). Голые—отсутствие чешуи или один ряд маленьких чешуй по спинной линии под спинным плавником и отдельные чешуи у основания плавников. Острая низкая, короткая голова, резкий затылочный угол. Дугообразная брюшная и спинная линия (разные по типу), короткий хвостовой стебель. $\frac{L}{H}=2$ (по Гофману от 1,8 до 2,2).

Отстает несколько в росте от других быстрорастущих рас, по Демоллю, Плен и Вальтеру. Менее устойчива к неблагоприятным условиям. Заселяет сравнительно небольшую область (между Нюренбер-

[1] В Китае и ряде других восточных стран карповодство было известно уже в глубокой древности. Поскольку можно выяснить из литературных источников, карп, разводившийся в Европе в XIII—XIV веке, не может быть отнесен к потомкам китайских культурных карпов, а происходит от дикого сазана европейских морей и рек. Есть указания на культурное карповодство в Европе и до XIII века, но авторам не удалось проверить их достоверность.

[2] Ван Зибольд описывает культурных карпов ранее Хофера, но он, как и другие авторы того времени, путает еще вопрос о культурных расах карпа с систематикой дикого сазана.

гом и Бамбергом) и является наиболее неизменной и типичной „расой". Гофман, отмечая некоторые несомненные достоинства айшгрунда, говорит о наследственной природе его отличительных признаков, а также устанавливает константные различия между отдельными „породами" айшгрунда.

2. Франкская „раса" (рис. 1с). Голые, зеркальные (чаще голые). Стандартное описание 1924 г. дает $\frac{L}{H} = 3$, в настоящее время должна быть скорее отнесена к высокоспинным расам. Некоторые лучшие „породы" этой расы—Шварценфельд, Дункельсбуль и др.—имеют индекс равным 2,3, для остальных он больше, но в общем почти нигде не достигает 2,6. У Шварценфельда—зеркальная, разбросанная чешуя, группирующаяся главным образом около головы и хвоста, резкий затылочный угол, высокая и широкая спина, голубое окрашивание.

Одна из наиболее быстрорастущих рас—на ее качествах (сочетание высокоспинности и широкоспинности) особенно отразилась продолжительная и целенаправленная селекция. В противоположность айшгрунду после 3-го и 4-го года жизни у Шварценфельда изменяется форма тела—заметно удлиняется.

Имеются резкие различия между отдельными „породами".

3. Галицийская „раса" (рис. 1f, g). Зеркальные—в ряде хозяйств „линейные", соответствующие стандартам 1924 г., с рядом непрерывных, изолированно от окружающих сидящих больших зеркальных чешуй по средней линии. В большинстве хозяйств зеркальные не линейные (главным образом разбросанного типа—см. дальше), иногда голые и даже чешуйчатые, по данным Скловера (Sklower, 1933) отношение $\frac{L}{H}$ от 2,4 до 2,5, иногда 2,6 и больше.

Резкого затылочного угла нет. Нижняя линия головы и брюшная линия иногда лежат почти в одной плоскости.

Быстрорастущая, наиболее распространенная раса, с большой выносливостью. Распространение широкое и значительно разбросанное. Имеются отдельные хорошие „породы" (Примкенау и др.), но особенно выделяющихся нет.

4. Старобогемская „раса". Зеркальные и голые, по Стéпану (Stepan, 1928, 1929) также чешуйчатые; $\frac{L}{H} = 3$.

Существует сейчас лишь в виде разрозненных остатков. Из нее выделилась и получила широкое распространение „порода" Виттингау (рис. 1d), сильно изменившаяся за это время; это голые карпы с отношением $\frac{L}{H} = 2{,}8$ по Вальтеру и по Костомарову (Kostomarow, 1929), в разных хозяйствах колеблющимся в ту и другую сторону. Отсюда же произошел и моравский карп (Черняев и Новак, 1932), зеркальный, иногда чешуйчатый, с $\frac{L}{H} = 2{,}6$, близкий в значительной степени к галицийскому.

Распространение: Германия, Чехо-Словакия. Виттингау вытеснил в ряде районов другие „расы" Рост. близок к росту галицийского.

5. Лаузицкая „раса". (рис. 1в). Чешуйчатые. Имеется ряд пород (особенно Куольсдорф) с значительно повысившейся высотой спины. $\frac{L}{H} = 2{,}8$ и меньше. В общем—короткая, круто подни-

мающаяся голова, широкая спина, сравнительно вытянутое, вальцеобразное тело, $\frac{L}{H}$ от 2,8 до 3,0.

Область распространения этой „расы“ по Гофману сейчас значительно сужена. Между отдельными породами несомненны, по Вольгемуту, большие различия по скорости роста (Wohlgemuth, 1928). Лучшие породы в неблагоприятных условиях растут быстрее остальных „рас“ и дают значительно меньшую смертность (Демолль, Плен, Вальтер, 1928). Стойкая „раса“.

Не будем останавливаться здесь на остальных „расах“, в большинстве спорных или недостаточно описанных, и на ряде хороших пород, возникших путем скрещиваний различных карпов (Гольшауэр, Бернейхен), также не имеющих достоверных описаний.

Уже этот краткий очерк позволяет судить о том, как туманен и расплывчат термин „раса“ в культурном карповодстве и насколько стерлись границы между широкоспинными и высокоспинными „расами“, намеченными еще Хофером. Интенсивно идущая селекция, создание новых и новых „пород“ и изменение старых делает совершенно невозможным классически стройное разделение на „расы“, основывающееся на описательном методе. Вопрос о „расах“ и „породах“ упирается в наше незнание степени наследования важнейших „расовых“ признаков. Наследуется ли форма тела, высота, толщина спины, скорость роста, физиологические особенности (Демолль, Плен, Вальтер) и внешние отличительные признаки, особенно чешуя? Как велика ненаследственная изменчивость карпа? Необходимость выяснения этих вопросов привела к тому, что после 1924 г. появляется целый ряд экспериментальных работ по карпу. Это, с одной стороны, биометрические работы (Науман, 1927; Костомаров, 1929; Стéпан, 1928/29; Кржиженецкий, 1930; Унгер, 1930; Черняев и Новак, 1932; Скловер, 1932—1933 и др.), дающие помимо более тщательного описания отдельных пород и представление об изменчивости карпа. Вместе с тем появляется несколько работ, вплотную подходящих и к изучению наследования ряда признаков карпа. Рудзинский (Rudzinsky, 1928) проводит ряд скрещиваний карпов с разной чешуей и карпа с „диким“ (вероятнее одичавшим) карпом и получает любопытные данные, показывающие сравнительную легкость изучения генетики карпа. К сожалению эти данные не могут быть использованы в генетической работе вследствие неточных методов описания. Рудзинскому удалось также показать возможность селекции в сочетании с инбридингом на протяжении 30—40 лет. Затем Матсуи (Matsui, 1931) устанавливает ряд генов окраски тела карпа: его данные носят предварительный характер и также не могут быть еще использованы, тем более что неясно, с какими карпами Матсуи работал (работа проводилась в Японии).

Наконец Вундер (Wunder, 1931, 1932) в ряде работ дает материалы, имеющие уже непосредственное значение для генетических исследований. После работы 1931 г., посвященной ненаследственным повреждениям у карпа, появляются его статья о „наследственных недостатках карпа“ (1932) и общий очерк по проблемам генетики и селекции карпа (1932). В этих статьях он описывает ряд ясных недостатков плавников, особенно спинного (разной степени редукция ряда лучей, полное отсутствие плавников), являющихся несомненно наследственными, изменения позвоночника, редукцию жаберной крышки и др. Он дает далее указания, как их отличать от результатов заболеваний и повреждений, особенно по плавникам. Однако и эти ра-

боты не основаны на настоящих генетических данных и носят скорее описательный характер.

Гримм (1931) указывает, что в царской России карп, разводившийся в западных и юго-западных районах, был в значительной степени выродившимся и не мог быть отнесен к какой-либо „расе". Работ по изучению культурного карпа в СССР с точки зрения его „расовой" принадлежности до сих пор еще не было. В настоящий момент говорить о существовании какой-либо определенной „расы" также еще нельзя, в большинстве хозяйств (за исключением может быть Домбаля) нет сведений о происхождении имеющихся производителей. Тем более важно было бы, использовав необычайный полиморфизм карпа рыбхозов СССР, применяя современные методы исследования, получить конкретные генетические данные для перестройки на их основе селекции карпа, перестройки всего дела создания новых устойчивых „рас".

III. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Весной текущего года нами на прудах Мосрыбвтуза были поставлены два скрещивания: 1) самка зеркального (приближающегося к голому) высокоспинного карпа была скрещена с самцом зеркальным (типичным) высокоспинным и 2) самка волжского сазана—с самцом голым высокоспинным. Третье намеченное контрольное скрещивание самки сазана с самцом сазаном же не дало результатов, так как сазаны в Мосрыбвтузе в этом году не нерестились.

Скрещивание „карпа с карпом" (№ 1) проведено было в особом нерестовике, откуда должны были в дальнейшем черпать материалы и другие сотрудники института (в частности К. Н. Будников). Скрещивание „сазана с карпом" (№ 2) проведено за отсутствием нерестовика в нашем распоряжении в выростном пруду № 18, куда после облова мальков и тщательной просушки пруда были посажены для выроста мальки от обоих скрещиваний. 12.XI.1933 произошел нерест карпа (скрещивание № 1), 18.VI.1933—нерест самки сазана (скрещивание № 2). 11.VII.1933 мы посадили в пруд № 18 около 1 200—1 300 мальков от первого скрещивания и около 1 000 мальков из скрещивания № 2, называемых далее для простоты „гибридами". Построенные в этом пруду деревянные проконопаченные перегородки для изоляции одного скрещивания от другого оказались при работе с мальками совершенно непригодными: мальки свободно проходили в щели, получающиеся при растрескивании и покороблении досок. Заборы пришлось сломать и оба скрещивания соединить вместе. Благодаря этому мальки выросли в совершенно равных условиях и стало возможным сравнительное изучение скорости роста и других количественных признаков. Разделение потомства от поставленных скрещиваний не представляло никаких затруднений вследствие ясных различий по чешуе.

Пруд № 18 имеет площадь около 1 600 м², дно его сильно заросло. Перед заливкой и посадкой мальков пруд окашивался. Уровень воды поддерживался невысокий: в наиболее глубоких местах 70—80 см, в верхней, наиболее заросшей части 10—20 см.

На приведенных ниже табл. 2 и 3 дается картина кормности данного пруда: качественный состав планктона дан в виде сводки на табл. 1. Пробы планктона брались 2 раза в месяц планктоночерпателем (емкость 1 л) по 10 л и процеживались через сетку Кольквица (газ № 18). Ежемесячные пробы бентоса брались дночерпателем

Таблица 1

Качественный состав планктона пруда № 18 Мосрыбвтуза летом 1933 г.

№ по пор.	Названия организмов	14.VII		3.VIII		17.VIII		4.IX	
		чистая вода	заросли	чистая вода	заросли	чистая вода	заросли	чистая вода	заросли
1	Phyllodina g. sp.	—	—	—	—	—	—	—	1
2	Asplanchna priodonta Gosse	—	1	1	1	X	1	1	—
3	Synchaeta pectinata Ehrnb.	X	X	X	X	—	—	—	—
4	Tryarthra longiseta Ehrnb.	—	—	—	—	+	1	+	—
5	Polyarthra platyptera Ehrnb.	+	+	1	+	—	1	+	+
6	Notops brachionus Ehrnb.	—	—	—	—	1	—	—	—
7	Taphrocampa selenura Gosse	—	—	—	—	1	—	—	—
8	Notommatidae g. sp.	—	—	—	—	1	—	—	1
9	Rattulus cylindricus Imhof	—	—	—	—	—	—	—	1
10	Rattulus capucinus Wierz	—	—	—	—	1	—	1	1
11	Rattulus sp.	—	1	1	1	—	—	—	1
12	Mytilina macrocanta Gosse	—	—	—	—	+	+	—	1
13	Euchlanis dilatata Ehrnb.	1	—	1	+	1	X	1	1
14	Catypna luna Müll.	—	—	1	—	1	—	—	—
15	Monostyla lunaris Ehrnb.	1	—	—	—	1	—	—	+
16	Metopidia lepadella Ehrnb.	—	—	—	—	—	—	—	+
17	Pterodina patina Müll.	—	—	—	—	+	—	—	—
18	Brachionus urzeolaris Müll.	—	—	—	—	+	1	—	—
19	Brachionus bakeri typ. Müll.	—	—	1	—	X	+	—	—
20	Brachionus bakeri v. brevispina Ehrnb.	—	—	—	—	+	—	—	—
21	Brachionus pala Ehrnb.	1	—	+	—	+	—	—	—
22	Schisozerca diversicornis Dad.	—	—	—	—	1	—	—	—
23	Anurea aculeata Ehrnb.	+	+	—	—	+	1	+	—
24	Anurea cochlearis Gosse	+	—	+	+	+	+	X	1
25	Anuraeopsis hypelasma Gosse	—	—	1	1	—	—	1	—
26	Pedalion mirum Hudson	—	—	—	—	+	—	—	—
1	Daphnia longispina Müll.	+	1	+	—	+	+	1	—
2	Simocephalus vetulus Müll.	—	1	+	+	—	—	—	—
3	Skapholeberis mucronata Müll.	—	—	—	+	1	+	—	+
4	Bosmina longirostris Müll.	—	—	—	—	1	—	—	—
5	Chydorus sphaericus Müll.	—	—	—	1	1	—	1	1
6	Cladocera juv.	—	—	—	—	—	+	—	+
7	Ostracoda g. sp.	—	1	—	1	—	1	—	+
8	Diaptomus coeruleus	—	—	—	—	+	—	+	+
9	Diaptomus juv.	—	—	+	—	+	+	+	+
10	Cyclops juv.	—	+	+	+	—	—	—	—
11	Nauplii	+	+	X	X	X	1	+	X
1	Infusoria g. sp.	—	+	—	X	—	—	+	—
2	Arcella sp.	1	+	—	+	—	+	—	1
3	Difflugia g. sp. v.	—	+	—	+	—	1	—	+
1	Aphanisomenon flos aquae	X	X	X	X	+	+	1	1
2	Microcystis eruginosum	1	1	+	+	X	X	X	X
3	Diatomea g. sp.	1	+	+	X	1	X	+	X
4	Volvox globator	+	+	X	X	X	X	+	+
5	Eudorina elegans	1	1	+	+	+	+	1	1
6	Pandorina morum	1	+	X	X	+	+	1	1
7	Scenedesmus sp.	—	—	1	+	+	+	1	1
8	Closterium sp.	—	—	1	—	+	+	—	—
9	Staurastrum sp.	+	+	+	+	1	1	1	1
10	Pediastrum sp.	+	+	+	+	+	+	+	+

Обозначения: X—очень часто; + часто: 1 — редко; — отсутствует.

Петерсена (раз. 1/40), промывались через сито и сейчас же разбирались по группам организмов и фиксировались.

Подсчет планктона производился двояко: все взрослые Cladocera и Copepoda подсчитывались на часовом стекле во всей пробе; все Nauplii и коловратки просчитывались в камере Кольквица, каждая группа бентосных организмов подсчитывалась по числу экземпляров и отдельно взвешивалась. По приведенным данным кормность пруда можно признать достаточно хорошей, тем не менее посадка малька (2 300 шт. на площадь 0,16 га) оказалась слишком густой.

Обловы пруда были произведены 3 раза:

1. 30.VII.1933 взяты 53 шт. карпов и 52—гибрида „карп-сазан", которых к этому времени уже легко можно было отличить по чешуе. Проба полностью зафиксирована в формалине.

2. 25.VIII.1933 взяты и зафиксированы 51 карп и 51 гибрид с проверочным взвешиванием перед фиксацией.

3. Наконец 10.X.1933 произведен окончательный облов, при котором поймано карпов 1 080 и гибридов 729. Наиболее крупные 250 гибридов и 225 карпов по описании и взвешивании были отобраны и посажены в зимовальный пруд для продолжения опытов на следующий год. Кроме того туда же посажены 15 экземпляров (10 гибридов, 5 карпов), перемеченные в виде опыта особыми, выработанными нами метками.

Кроме материала из пруда № 18 нами обработан материал, полученный от того же скрещивания № 1 и посаженный в опытные пруды К. Н. Будникова. Из этих мальков нами изучено подробно 80 экземпляров и просмотрено 350 экземпляров.

Кроме того мы закупили небольшое количество сеголетков при осеннем облове прудов в ряде рыбхозов, а также просмотрели несколько проб мальков, полученных лабораторией болезней рыб из разнообразных хозяйств. Описаны сеголетки из следующих хозяйств Московской области.

1. Из загорского рыбхоза, из нагульного пруда со смешанной посадкой 50 шт.

2. Из рыбхоза „Непрейка": а) из выростного пруда № 4, от разнообразных производителей 17 шт.; б) из выростного пруда № 5, от голых производителей 50 шт.; в) из выростного пруда № 6, от голых производителей 50 шт.

3. Из рыбхоза „Пара" 25 шт.

4. Из рыбхоза „Обираловка" (смешанный выборочный материал) 34 шт.

5. Из рыбхоза „Дон-Лютарич" 8 шт.

Все сеголетки были взвешены и тщательно описаны (частью в живом виде частью после фиксации) по всем внешним признакам—по чешуе, плавникам, жаберной крышке и т. д. Часть материала подвергнута биометрической обработке (табл. 5—11).

Измерения производились следующие:

1. Взвешивание.
2. L—вся длина—от конца рыла до конца хвостового плавника.
3. l—длина тела—от конца рыла до конца чешуйчатого покрова.
4. A—D—антедорзальное расстояние—расстояние от конца рыла до начала спинного плавника (на немногих пробах).
5. d—длина спинного плавника (на немногих пробах)
6. C—длина головы.
7. H—наибольшая высота.
8. h—наименьшая высота (на немногих пробах).
9. B—наибольшая толщина тела.

Таблица 2

Количественные подсчеты планктона пруда № 18 Мосрыбвтуза

№ по пор.	На 1 л	14.VII.1933		3.VIII.1933		17.VIII.1933		4.IX.1933	
		Чистая вода	Заросли	Чистая вода	Заросли	Чистая вода	Заросли	Чистая вода	Заросли
1	Осадок	0,09 см³	0,81 см³	0,09 см³	0,18 см³	0,05 см³	0,09 см³	0,095 см³	0,21 см³
2	Количество детрита	Мало	Очень много	Мало	Мало	Очень мало	Мало	Мало	Много
3	Цветение	Очень сильное	Очень сильное	Не сильное	Не сильное	Не сильное	Не сильное	Слабое	Слабое
		Aphanisomenon flos aquae	Aphanisomenon flos aquae	Aphanisomenon flos aquae u Microcystis	Aphanisomenon flos aquae u. Microcystis	Microcystis u. Aphanisomenon flos aquae	Microcystis u. Aphanisomenon flos aquae	Microcystis	Microcystis
1	Rotatoria g. sp.	160	25	93	24	112	92	213	144
2	Copepoda g. sp.	—	—	1,2	—	—	—	11	7
3	Naup'ei u. Copepoda juv.	11	6	118	86	364	294	179	294
4	Cladocera g. sp.	—	2	2,1	7,0	10	18	12	42

Таблица 3

Количественные подсчеты бентоса пруда № 18 Мосрыбвтуза

№ по пор.	Название организмов	На 1 м²	14.VIII.1933			16.VIII.1933		
			Чистая вода	Заросли I	Заросли II	Чистая вода	Заросли I	Заросли II
1	Chironomidae larvae	Граммов	31,72	20,96	33,80	0,44	1,24	0,76
		Штук	8 360	6 360	8 840	680	1 320	960
2	Trichopterae larvae	Граммов	2,56	3,44	0,32	0,56	0,60	5,72
		Штук	120	120	40	80	120	520
3	Corixa	Граммов	—	—	3,60	—	—	0,08
		Штук	—	—	84	—	—	4
4	Oligochaeta	Граммов	0,48	0,16	1,20	0,56	1,80	2,84
		Штук	2 400	680	9 360	3 940	15 000	17 280
5	Mollusca	Граммов	2,08	2,44	0,04	—	3,92	4,24
		Штук	280	40	160	—	480	160

10. а—длина хвостового стебля—от конца анального плавника до конца чешуйчатого покрова.

11. D—число лучей спинного плавника, включая три жестких[1].

12. A—число лучей анального плавника, включая жесткие.

13. ll—число чешуй по средней линии (только на двух пробах).

При обработке все измерения (№№ 4—10) относились к длине тела (l) и обрабатывались в виде индексов. Кроме того вычислялось отношение длины тела к наибольшей высоте $\left[\frac{l}{H}\right]$.

Опыты этого года являются в основном предварительными, хотя и дали непосредственные генетические данные. Как увидим далее, эти опыты позволили нам очень точно и ясно наметить пути и методы дальнейших исследований. Методы, использованные нами при обработке генетических данных и данных измерений, надо считать безусловно временными, подлежащими в дальнейшем основательной переработке.

IV. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Упомянутые выше скрещивания: сазана с карпом и карпа с карпом были поставлены нами с целью изучить характер наследования некоторых основных особенностей карпа и сазана, а также выяснить значение гибридизации культурного карпа с диким сазаном.

Производители имели следующие особенности:

Скрещивание № 1. ♀ карп—крупная, высокоспинная, по типу чешуи приближается к голому; небольшие группы чешуи около головы и хвоста, несколько отдельных мелких чешуй по средней линии. Спинной ряд чешуи узкий. 6-й и 7-й лучи спинного плавника отсутствуют, 5-й изогнут и редуцирован, перепонка образует явную выемку от 5-го до 8-го луча.

♂—карп—средних размеров, высокоспинный. Группа чешуи около головы, несколько чешуй около хвоста, непрерывный ряд крупных чешуй по средней линии от головы до хвоста, спинной ряд чешуй от головы широкий. Плавники нормальные.

Скрещивание № 2. ♀—сазан—не крупная, чешуя сплошная, ровная, все плавники нормальные (рис. 1а).

♂—карп—высокоспинный, не крупный, голый: 2 небольшие чешуи у брюшного и по одной у грудных плавников. На спине непрерывный ряд чешуй от спинного плавника до хвоста. 5-й и 6-й лучи спинного плавника редуцированы, последние лучи укорочены[2].

В результате скрещивания № 2 все 832 потомка получились чешуйчатые с нормальными плавниками. Это говорит о доминантном характере дикого типа чешуи и рецессивности голого типа. Измененный тип плавника отца у потомства не появился, следовательно (если это наследственный признак) он рецессивен; нормальный тип плавника доминирует (рис. 2).

В результате скрещивания № 1 потомство разделилось на два типа.

Первый с значительным количеством чешуй, разбросанных по всему телу. Обычно наибольшее число чешуи сосредоточивается около головы и хвоста, в промежутке разбросаны отдельные чешуи,

---

[1] Последний, всегда раздвоенный луч спинного плавника всегда считался при подсчете за два луча.

[2] Производители поставленных нами в настоящем году скрещиваний принадлежали опытному хозяйству Мосрыбвтуза, а потому произвести необходимые промеры их тела и взвешивания не представилось возможным.

иногда они собираются в неровный, прерывающийся ряд. По спине идет широкий ряд чешуи, начинаясь от головы крупными вполне сформированными чешуями. Такой тип чешуи мы называем „разбросанный“ (латинское название „dispersus“) (рис. 3).

Другой тип чешуи этого скрещивания характеризуется сплошным рядом ровных довольно крупных чешуй по средней линии от головы

Рис. 1. Дикий сазан (Cyprinus carpio L.) и важнейшие расы культурного карпа

до хвоста. Около головы иногда имеются 2—3 чешуи, но не группы. Около хвоста группы чешуи нет. По спине идет узкий, прерывающийся ряд чешуй, начинаясь от спинного плавника. От головы до спинного плавника чешуй нет или они редки, не вполне сформированы и сидят под кожей; этот тип чешуи изображен на рис. 4 и назван нами „линейный“ (linearis).

В скрещивании № 1 нами получено 650 „линейных“ и 534 „разбросанных“ карпов.

Гены чешуи карпа можно представить в виде серии множественных аллеломорфов. Подобные серии наблюдаются также и у других генетически изученных видов рыб (и многих других животных), например серии аллеломорфов окраски аквариумных рыбок. Lebistes reticulatus, Platypoocilus maculatus и Aplocheilus latipes. Весьма возможно, что и в данном случае мы имеем дело с подобной серией.

Согласно этому предположению мы обозначаем:

1) фактор „дикой" чешуи — squamatus, как доминировавший в скрещивании № 2, буквой A;

2) фактор „разбросанной" чешуи dispersus—буквой a^d (рецессивен по отношению к A);

Рис. 2. Чешуйчатый—squamatus (A)

Рис. 3. Разбросанный—dispersus (a^d,

Рис. 4. Линейный—linearis (a^1)

Рис. 5. Смещенный—irregularis

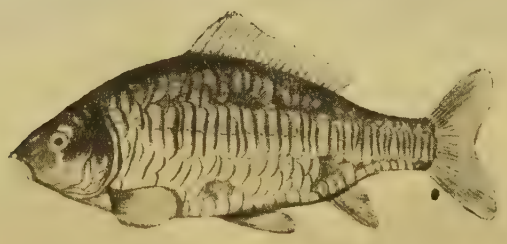


Рис. 6. Крупночешуйчатый — macrosquamatus

3) фактор „линейной" чешуи—linearis—буквой a (рецессивен по отношению к A и a^d);

4) фактор „голого" тела—nudus—символом a^n (рецессивен по отношению к трем предыдущим).

Есть основания предполагать, что в некоторых случаях имеет место неполное доминирование одних факторов над другими.

Два следующих встреченных нами в рыбхозах типа чешуй: 5) мелкочешуйчатый, с чешуей дикого типа, но местами со смещенными рядами чешуй—„неправильный" (irregularis) (рис. 5) и 6) почти сплошной „крупночешуйчатый" (macrosquamatus) (рис. 6), могут быть отнесены по ряду соображений к этой же серии множественных аллеломорфов, хотя у нас нет опытных данных о их наследовании. Некоторые другие типы пока еще не могут быть четко выделены.

В скрещивании № 1 потомки, имеющие линейный тип чешуи, унаследовали измененный спинной плавник самки. За исключением 14 экземпляров все несли этот признак.

У разбросанных кроме 3 особей плавники были как правило нормальные. Мы получили таким образом всего:

Скрещивание № 1

636 экз. линейных с измененным плавником
14 „ „ „ нормальным „
531 „ разбросанных с вполне нормальными плавниками
3 „ „ „ измененным плавником

Различные степени выражения „измененного“ плавника показаны на рис. 7. Чаще всего редуцируются или совершенно исчезают 5-й, 6-й, 7-й и 8-й лучи спинного плавника, иногда редукция захватывает также и другие лучи. Перепонка на месте редукции имеет более или менее резкие выемки. Отсутствуют не только самые лучи, но и косточки basalia, лежащие в их основании.

Это изменение всегда захватывает также и анальные плавники, выражаясь в уменьшении числа лучей последних (в среднем до 6 вместо 8) и нарушении правильности их расположения.

Мы называем далее изменение плавников такого типа „выемкой“ (рис. 7). Его наследование можно представить двумя способами — предполагая наличие особого резко действующего гена или допуская плейотропное действие генов чешуи на строение плавников. Разберем вкратце обе эти гипотезы.

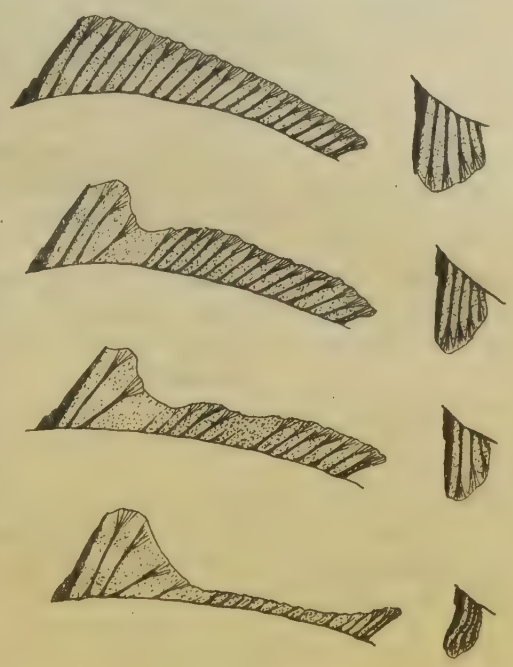


Рис. 7. Различная степень выражения редукции спинного и анального плавников у „линейных“ и „голых“ карпов („выемка“)

1. Наличие самостоятельного гена „выемка“ может быть принято при следующих добавочных гипотезах:

a) Зеркальный карп всего Советского союза происходит от немногих пар производителей, имевших оба гена („выемка“ и ген чешуи) в одной хромосоме и в совершенно определенных комбинациях, так как при обследовании популяции в различных рыбхозах мы всегда находили чешуйчатых карпов—с нормальным плавником, разбросанных—также с нормальным плавником, голых и линейных—с ясной „выемкой“.

b) Гены сцеплены вероятно очень сильно, так как если считать 17 исключительных экземпляров, полученных в скрещивании № 1, кроссоверными особями, то процент перекреста определяется цифрой около 1, а учитывая возможность слабого проявления „выемки“ у линейного карпа—и еще меньше.

c) Происхождение „линейных“ карпов, несущих изменение „выемку“, следует объяснить мутированием гена голый в линейный или обратно, причем в этой же мутировавшей хромосоме должен находиться ген „выемка“.

2. Предположение о плейотропном действии генов чешуи на плавники является более простым. Согласно этому предположению нужно только допустить, что 17 исключительных особей в потомстве есть результат неполного проявления генов „линейный“ и „разбросанный“ или влияния каких-либо посторонних генов.

Мы остановились поэтому пока на последней гипотезе. Принимая, что

гены A и a^d не вызывают изменений плавников,

гены a^l и a^n, наиболее рецессивные в этой серии, определяют наличие „выемки“ на плавниках, схемы наследования в скрещиваниях № 2 и № 1 могут быть представлены следующим образом:

Скрещивание № 2

♀ $\frac{A}{A}$ — сазан, „дикий“ тип чешуи, нормальный плавник

×

♂ $\frac{a^n}{a^n}$ — карп, „голое“ тело, „выемка“

↓

$\frac{A}{a^n}$ (832 экз.) — „дикий“ тип чешуи, нормальный плавник

Скрещивание № 1

♀ $\frac{a^n}{a^n}$ — голая „выемка“

×

♂ $\frac{a^d}{a^l}$ — „разбросанный“ (с неполным доминированием), нормальный плавник

(636 экз.) $\frac{a^l}{a^n}$ — „линейный“ „выемка“

(531 экз.) $\frac{a^d}{a^n}$ — „разбросанный“ нормальные плавники

Самец-производитель из скрещивания № 1 является как бы промежуточным между „линейным“ и „разбросанным“ по своей чешуе (см. описание выше).

Предположение о плейотропном действии генов чешуи тем более вероятно, что при обследовании рыбхозов Московской области мы встретились с другим случаем тесной связи между строением плавников и расположением чешуи: в загорском рыбхозе был найден ряд особей, имеющих одновременно и укорочение всех лучей спинного вника (вплоть до полного отсутствия его) и параллельное исчезние спинного ряда чешуй.

Кроме того плейотропное действие генов чешуи сказывается повидимому также и на строении всего тела карпа, как это будет показано в биометрической части нашей работы, а также на подвижности карпов. Последнее утверждение основывается на следующих данных.

В пруду № 18 из посаженных 1 200—1 300 мальков скрещивания № 1 остались в живых 1184 шт., т. е. гибель мальков была совершенно ничтожна. При первом облове (30.VII.1933) пруда № 18 бреднем

„линейных“ карпов было выловлено 80% и лишь 20% оказались разбросанными, между тем как при осеннем, окончательном облове в общей сумме „линейных“ оказалось лишь несколько больше, чем „разбросанных“ (630 и 530 экз.). Результаты первого облова можно объяснить меньшей подвижностью „линейных“ карпов на первых стадиях развития, благодаря чему они легче попадались в сеть, чем „разбросанные“. Весьма вероятно, что и превышение общего числа „линейных“ над числом „разбросанных“ при осеннем облове объясняется тем, что при вылове мальков из нерестовика для посадки в пруд № 18, производившимся сачком, вылавливались легче „линейные“ мальки, чем „разбросанные“, что и нарушило их равное соотношение в нашем опыте.

Определить характер чешуи при посадке из нерестовика было невозможно, так как чешуя появляется на более поздней стадии развития.

В опытных прудах К. Н. Будникова, где были мальки от этого же скрещивания, произошла чрезвычайно большая гибель сеголетков, вероятно на разных стадиях развития—вместо посаженных 2 000 мальков от скрещивания № 1 осенью было выловлено всего 350 шт.

Такая гибель малька повидимому объясняется присутствием в этих прудах большого количества личинок жуков, истребивших часть мальков. Это предположение подтверждается многочисленностью личинок жуков, найденных в бентосе, а также присутствием значительного количества особей из оставшихся в живых с поврежденными и регенерировавшими плавниками.

В противоположность данным пруда № 18 здесь мы встретили всего 2 особи „линейного“ типа, все остальные были „разбросанные“. Спасшиеся от преследования „разбросанные“ особи являются повидимому наиболее подвижными.

Следовательно и в этом случае „линейные“ особи оказались менее подвижны, чем „разбросанные“, и были почти нацело уничтожены.

Описанные выше изменения встречались нами и в других рыбхозах Московской области; остановимся здесь лишь на „голых“ карпах.

Все обследованные нами „голые“ карпы рыбхоза „Непрейка“ кроме трех обладали также изменением плавников типа „выемка“. Также все „голые“ особи, встреченные нами в рыбхозах „Пара“ и „Дон-Лютурич“, несли этот признак. Тип „голого“ в обследованных рыбхозах значительно варьировал: около головы и хвоста чешуи или вовсе отсутствуют или образуют группы в 2—3 и более чешуй. Спинной ряд иногда отсутствует, иногда имеются лишь несколько чешуй под спинным плавником, но встречены особи, у которых тип спинного ряда приближается к „линейному“. На теле иногда разбросано небольшое число некрупных чешуй. Средняя линия всегда значительно тоньше, чем у „разбросанных“. Рис. 8 изображает один из типов „голого“ карпа.

Кроме этих признаков в скрещивании № 1 нами были встречены следующие изменения:

„Развилки“ (bifurcata) средней линии были обнаружены у $^1/_4$ потомков данного скрещивания. Признак незаметен на „линейных“ карпах и требует тщательного просмотра, поэтому по нему были описаны лишь 153 особи (средняя проба) „разбросанных“, из этого числа 39 экземпляров имели разветвленную среднюю линию (см. рис. 3), т. е. развилки дали расщепление 2,93 нормальных: 1 „развилку“. Оба родителя были по данному признаку нормальны. Следовательно производители скрещивания № 1 оба были гетерозиготны по рецес-

сивному гену „развилков“, который мы будем обозначать буквой b. Этот ген был встречен в значительном количестве и в популяциях обследованных нами рыбхозов, а по литературным материалам характерен для некоторых известных „рас“ карпа.

„Сжатый“ спинной плавник с сближенными последними лучами (compressus) (рис. 9) появился в скрещивании № 1 в количестве 2,4% у „разбросанных“ и 0,1% у „линейных“. Повидимому здесь мы имеем дело с геном, обладающим в данном генотипе чрезвычайно малым процентом проявления. Значительно больший процент проявления „сжатый“ дает в других рыбхозах: загорские сеголетки дают 34% проявления этого признака, в „Паре“ все крупночешуйчатые. В других рыбхозах „сжатый“ спинной плавник встречается значительно реже.

Рис. 8. Голый—nudus (a^n)

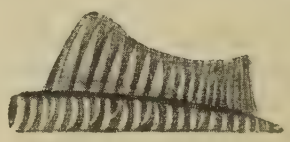


Рис. 9. Сжатый—compressus

Редукция брюшных плавников, выражающаяся в уменьшении числа лучей плавника, укорочении и искривлении лучей, а также иногда в полном исчезновении всего брюшного плавника, в скрещивании № 1 найдена лишь у 2 экземпляров. О наследственном характере данного изменения можно судить по его появлению только в некоторых популяциях и притом в значительных количествах; так например $^1/_4$ всех особей, взятых нами из рыбхоза „Непрейка“, несла

Рис. 10. Различная степень редукции брюшных плавников

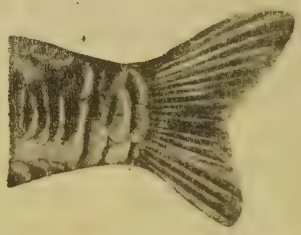


Рис. 11. Короткий хвостовой плавник — brevis

этот признак, причем он варьировал от редукции 1—2 лучей до полного отсутствия брюшных плавников. У таких особей на брюшной поверхности исчезают всякие следы брюшных плавников. Это изменение соответствует вполне сходному с ним наследственному изменению, описанному Вундером (1932) в его работе о наследственных уродствах карпа. Рис. 10 изображает этот признак, обозначаемый нами как редукция брюшных плавников (reductia ventralis).

Наконец 4 особи (2 „разбросанные“ и 2 „линейные“) в нашем скрещивании имели укорочение хвостового плавника: 3 случая укорочения одной верхней и 1 раз обеих лопастей. Изменение это также описано как наследственное Вундером. В рыбхозах оно распространено особенно сильно: в Обираловке обнаружено у 15% всех обследованных особей. Это изменение изображено на рис. 11 и названо нами „короткий“ (brevis).

Кроме вышеописанных изменений при обследовании рыбхозов Московской области нами были найдены следующие изменения.

„Срезанный“ спинной плавник, выражающийся в укорочении всех лучей спинного плавника или в полном исчезновении последнего" Это изменение всегда сопровождается исчезновением спинного ряда чешуи, как это было отмечено выше. Это позволяет нам сделать предположение о плейотропном действии этого гена на чешую и плавник подобно генам nudus u. linearis. Этот признак изображен на рис. 12 и назван нами „срезанным“ (abruptus).

О наследственном характере можно судить по специфичности его выражения, связи его с характером чешуи, а также по ограниченности распространения в отдельных рыбхозах, а именно лишь в Загорске (16%) и в Обираловке (4%).

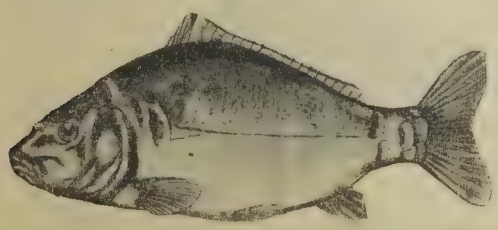


Рис. 12. Срезанный спинной плавник—abruptus

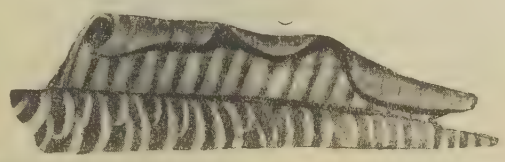


Рис. 13. Завитый спинной плавник—involutus

В рыбхозе „Непрейка“ нами было найдено еще одно изменение спинного плавника—„завитый“ (involutus) (рис. 13), выражающееся в закручивании всего плавника подобно свитку бумаги. О наследственном характере данного признака ничего сказать нельзя вследствие малочисленности особей с „завитым“ плавником. Сходное изменение также было описано Вундером.

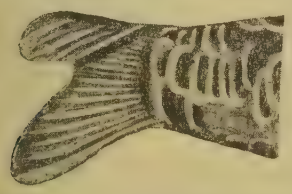


Рис. 14. Повислый хвостовой плавник—pendens

Рис. 15. Редукция анального плавника

Подобное же уродство хвостового плавника было найдено в рыбхозе „Пара“. Закрученные лопасти хвостового плавника повисают при этом, как уши. Это изменение изображено на рис. 14 и названо „повислый“ (pendens); о наследственном характере его можно судить лишь по аналогии со сходным изменением, описанным Вундером.

Редукция анального плавника кроме его постоянного появления у особей с „выемкой“ встречается также отдельно у ряда особей различных рыбхозов. В „Загорске“, „Непрейке“, „Обираловке“ и „Паре“ было найдено по нескольку экземпляров с уменьшением числа лучей анального плавника (рис. 15). Является ли это самостоятельным изменением или результатом плейотропизма какого-либо гена, сейчас сказать трудно.

Наконец последнее изменение: укорочение жаберной крышки, названное нами „щель“ (fissura) и изображенное на рис. 16, почти всегда сильнее проявляющееся с правой стороны тела, найдено в двух рыбхозах—в „Непрейке“ и „Паре“ .В первом этим уродством поражены

были 9% разбросанных и все голые, во втором —более 83% (часть особей была испорчена) разбросанных и все голые. Это изменение также описано Вундером как наследственное. Весьма вероятно, что и в наших хозяйствах оно имеет наследственный характер, но мы не можем пока сказать, с каким из типов укорочений, приведенных Вундером, оно идентично.

Насколько можно судить по этим, далеко не достаточным данным, наибольшее поражение указанными изменениями (за исключением „выемки") представляет рыбхоз „Пара" (табл. 4)—в нем встречаются

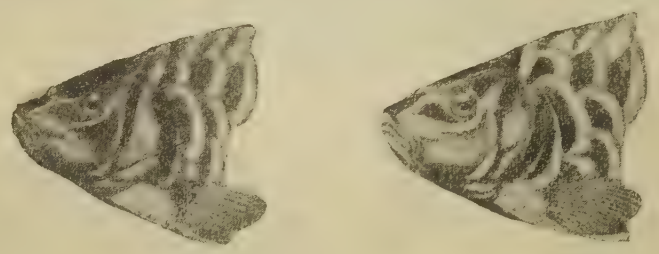


Рис. 16. Недоразвитие жаберной крышки (щель)—fissura

5 типов изменений, некоторые—в значительном количестве. Столько же изменений найдено в рыбхозе „Непрейка", но в меньших количествах. Далее идут „Загорск" (4 изменения) и „Обираловка" (3 изменения). Мы должны оговориться однако, что обследованные нами материалы как по выбору хозяйств, так и прудов в них являются в значительной мере случайными, а потому выводы о сравнительной засоренности хозяйств могут иметь лишь самый предварительный характер[1].

V. БИОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕГОЛЕТОК

а) Анализ выборочных проб

По основным пробам, взятым как в опытных прудах, так и в ряде хозяйств при изучении популяций, проведены измерения сеголетков. Так как по некоторым признакам несомненна значительная возрастная изменчивость (особенно по отстающей в росте длине головы), мы выделили из всех проб сеголетков размерами от 6 до 10 см и обработали их отдельно, взяв для сравнения только важнейшие признаки, а именно:

1) l—длина до конца чешуйчатого покрова,
2) g—вес

и индексы, вычисленные по отношению к длине:

3) $\frac{c}{l}$ — длина головы,

4) $\frac{H}{l}$, 5) $\frac{l}{H}$ — наибольшая высота тела,

[1] Ряд подобных же изменений, а также некоторые другие описываются Г. В. Никольским в его последней работе „Материалы по биологии и систематике аральского сазана (в рукописи). Особенно интересно наличие особей с редукцией средних лучей спинного плавника.

Таблица 4

Распределение различных изменений по рыбхозам Московской области

№ по пор.	Название изменений	Скрещивание № 1		З. горск	Непрейка		Обираловка		Шара			Дон-Лютерич	
		Разбросанные	Линейные	Разбросанные	Разбросанные	Голые	Разбросанные	Смещенные	Разбросанные	Голые	Крупночешуйчатые	Разбросанные	Голые
1	„Выемка" (спинной плавник) . . .	0,9%	97,8%	—	3%	91%	—	—	—	Все 6 э.	—	—	2 экз.
2	„Сжатый" (спинной плавник) (compressus) . . .	2,4%	0,1%	34%	3%	4%	—	—	—	—	4 экз.	1 экз.	—
3	„Завитый" (спинной плавник) (involutus) . . .	—	—	—	—	4%	—	—	—	—	—	—	—
4	„Срезанный" (спинной плавник) (abruptus) . .	—	—	16%	—	—	4%	—	—	—	—	—	—
5	„Коротгкий" (хвостовой плавник) (brevis) . .	0,3%	0,3%	2%	3%	4%	15%	—	—	—	—	—	—
6	„Повислый" (хвостовой плавник) (pendens) . .	—	—	—	—	—	—	—	1 экз.	—	—	—	—
7	„Редукция" анального плавника (reductia analis) . .	—	—	2%	3%	—	—	—	—	—	—	—	—
8	„Редукция" брюшного плавника (reductia ventralis) . .	0,3%	—			24%	—	—	—	—	—	—	—
9	„Щель" (редукция жаберной крышки) (fissura)	—	—	—	9%	17%	—	—	9 экз.	Все 6 э.	2 экз.	—	—
10	„Развилки" (средняя линия) (bifurcata)	29,3%	—	10%	28%	24,6%	1 экз.	—	1 экз.	3 экз.	—	3 экз.	—
	n	534	650	50	43	57	29	5	15	6	4	6	2

6) $\frac{B}{l}$ — толщина тела,

7) $\frac{a}{l}$ — длина хвостового стебля.

Особое внимание при этом обращалось опять на обработку средних проб, характеризующих наши основные скрещивания. Помещаем здесь полностью табличку с полученными средними, для краткости не приводя значения основных биометрических констант.

Скловером (1933), ранее Чернаевым и Новаком (1932), Гофманом (1927), Криженецким (1930) и рядом других авторов, проводивших биометрическое изучение карпа, предлагались многочисленные, более сложные способы измерения и вычисления индексов. Руководствуясь главным образом тем соображением, что в работе этого года нами используются только сеголетки, мы решили не пользоваться ни вычислением коефициентов корреляции и регрессии между высотой, толщиной и длиной или их индексами (Скловер, Чернаев) ни методом вертикальных разрезов (Чернаев — Криженецкий) или измерений окружности. Наше глубокое убеждение, что при изучении сеголеток, селекция которых будет очевидно занимать большое место во всей селекционной работе с карпом, надо применять немногочисленные и простые промеры и по возможности лишь очень несложные вычисления.

Переходим к таблице (табл. 5). При почти точно совпадающей длине (колеблющейся от 7,85 до 8,04 по отдельным пробам) мы получаем значительные различия по весу. Линейный из первого скрещивания отстает в весе от разбросанного и от гибридов между карпом и сазаном (скрещивание № 2) — соответственно 15,15; 16,12; 16,20 г. Этому вполне соответствуют и индексы высоты и толщины. Между линейным и разбросанным, выросшими в одном пруду, замечаются значительные различия как по индексу $\frac{l}{H}$ (2,7 для разбросанного, 2,95 для линейного), так и по индексу $\frac{H}{l}$ (37,04 для разбросанного, 33,93 для линейного). Разбросанный оказывается значительно более высокоспинным, чем линейный. Он также и более широкоспинен — индексы соответственно 20,9 и 19,8.

Гибриды занимают промежуточное положение между этими двумя наследственными типами как по высоте спины, так и по толщине. Сопоставим цифры.

	$\frac{H}{l}$	$\frac{l}{H}$	$\frac{B}{l}$	Вес
Линейный	33,9	2,95	19,8	15,15
Гибриды	35,6	2,8	20,35	16,2
Разбросанный . . .	37,0	2,7	20,9	16,1

Не отличаясь от разбросанного по весу, гибриды обладают несколько более узким и низким телом, чем разбросанный карп, но значительно толще и выше линейного.

Таблица 5

Измерения сеголеток размерами 6—10 см

	Скрещивание № 2	Скрещивание № 1		Загорск	Неврейка		Скрещивание № 1
	Гибриды	Линейные	Разбросанные	Разбросанные	Голые	Разбросанные	Разбросанные (Будниковские пруды)
Длина тела—l	7,97	7,99	7,89	8,04	7,92	7,97	7,85
Вес—g	16,20	15,15	16,12	17,00	12,73	12,93	15,89
Индексы: Длина головы $\frac{c}{l}$	31,84	32,26	32,70	31,75	32,42	32,41	31,45
Наибольшая высота $\frac{H}{l}$	35,56	33,93	37,04	38,15	33,36	34,15	37,45
Наибольшая высота $\frac{l}{H}$	2,82	2,95	2,71	2,64	3,00	2,93	2,65
Толщина $\frac{B}{l}$	20,35	19,84	20,87	20,33	17,20	17,41	19,75
Длина хвостового стебля $\frac{a}{l}$	17,61	17,54	17,45	17,51	16,89	16,93	16,75
n	94	54	32	17	32	27	10

	Скрещивание № 1		Скрещивание № 1		
	Летняя проба	Средняя проба	Летняя проба	Средняя проба	Будниковск. пруды
	Линейный	Линейный	Разбросанный	Разбросанный	Разбросанный
1. Вес в граммах . . g	15,15±0,88 4,55	14,39±0,71 6,83	15,96±1,18 5,79	14,85±0,82 6,23	29,56±1,48 13,32
2. Вся длина L	9,60±0,22 1,12	9,51±0,17 1,38	9,57±0,24 1,16	9,19±0,17 1,22	11,88±0,28 1,97
3. Длина до конца чешуйчатого покрова—l	8,04±0,18 0,92	7,90±0,15 1,19	7,74±0,19 0,94	7,54±0,14 1,01	10,03±0,22 1,56
Индексы: 4. Анте-дорзальн. расст. $\frac{A-D}{l}$	—	52,22±0,15 1,11	—	52,58±0,16 1,20	—
5. Длина спинного плавника . . . . . $\frac{d}{l}$	—	33,77±0,17 1,29	—	33,30±0,17 1,21	—
6. Длина головы . . $\frac{c}{l}$	32,82±0,15 0,78	32,42±0,12 0,93	33,28±0,16 0,80	32,82±0,09 0,67	31,08±0,13 0,9[illegible]
7. Наибольшая высота $\frac{H}{l}$	33,97±0,13 0,69	34,07±0,10 0,82	36,83±0,16 0,80	37,14±0,11 0,82	37,41±0,16 1,08
8. Наибольшая высота $\frac{l}{H}$	2,952±0,013 0,069	2,958±0,009 0,072	2,708±0,012 0,064	2,704±0,010 0,066	2,677±0,012 0,080
9. Наименьшая высота $\frac{h}{l}$	—	12,72±0,06 0,42	—	13,38±0,08 0,57	—
10. Наибольшая толщина . . . . . $\frac{B}{l}$	19,55±0,12 0,60	19,90±0,09 0,69	20,22±0,09 0,42	21,07±0,11 0,83	19,22±0,13 0,89
11. Длина хвостового стебля . . . . . $\frac{a}{l}$	17,12±0,13 0,67	17,48±0,10 0,81	16,49±0,18 0,89	17,51±0,13 0,93	16,88±0,13 0,93
12. Число лучей спинного плавника . . D	—	18,50±0,34 2,81	—	24,00±0,14 1,05	24,11±0,12 0,81
13. Число лучей анального плавника . . A	—	5,75±0,07 0,57	—	7,93±0,04 0,26	7,91±0,04 0,29
14. Число чешуй по средней линии . l. l.	—	35,85±0,21 1,68	—	—	—
n (число экземпляров)	27	65	24	54	50

Примечание. Верхняя строчка каждой клетки — M±m.
Нижняя строчка — σ.

Таблица 6

Загорск	Непрейка		Скрещивание № 2		Непрейка		Материалы Б. И. Черфас Сазан (сеголеток)	
Нагульные пруды	Пруд № 5	Пруд № 6	Летняя проба	Средняя проба	Пруд № 5	Пруд № 6		
Разбросанный	Разбросанный	Разбросанный	Гибриды	Гибриды	Голый	Голый	мелк. экз.	круп. экз.
30,70±2,10 14,87	11,75±2,02 9,02	13,67±0,85 3,89	17,64±1,06 7,60	18,02±0,77 7,90	7,83±0,67 3,68	13,67±0,83 4,29	10,8	73,6
11,41±0,33 2,25	8,95±0,39 1,72	9,92±0,22 0,95	10,03±0,19 1,31	10,05±0,14 1,44	8,45±0,22 1,09	9,85±0,22 1,10	—	—
9,60±0,27 1,89	7,40±0,32 1,43	8,08±0,18 0,80	8,16±0,16 1,16	8,21±0,12 1,20	6,81±0,18 0,89	8,05±0,21 1,06	7,12	13,46
—	—	—	—	52,17±0,12 1,17	—	—	—	—
—	—	—	—	34,08±0,11 1,14	—	—	—	—
31,49±0,14 0,97	32,25±0,21 0,93	32,30±0,29 1,25	32,70±0,12 0,82	31,86±0,08 0,78	32,17±0,22 1,08	32,21±0,21 1,03	31,83	31,35
38,51±0,22 1,52	34,00±0,34 1,50	34,30±0,23 1,02	35,25±0,10 0,69	35,56±0,09 0,89	33,45±0,19 0,94	33,2 ±0,24 1,20	33,46	32,85
2,606±0,015 0, 02	2,935±0,031 0,143	2,915±0,018 0,080	2,844±0,008 0,060	2,817±0,007 0,074	3,000±0,020 0,085	3,008±0,020 0,113	3,005	3,025
—	—	—	—	13,05±0,04 0,41	—	—	—	—
20,19±0,15 1,03	17,45±0,22 1,00	17,40±0,20 0,88	19,73±0,10 0,72	20,36±0,09 0,91	17,25±0,15 0,75	17,17±0,17 0,83	18,83	19,46
17,21±0,14 0,98	16,85±0,26 1,17	17,08±0,28 1,22	16,90±0,09 0,64	17,58±0,14 1,32	17,05±0,20 1,02	16,93±0,21 1,03	—	—
22,66±0,14 0,95	24,15±0,14 0,63	3,78±0,20 0,86	—	23,35±0,08 0,78	20,00±0,55 2,84	20,21±0,58 2,84	—	—
7,43±0,12 0,80	7,95±0,05 0,22	8,00±0,11 0,47	—	7,98±0,02 0,20	6,14±0,21 1,13	6,52±0,16 0,81	—	—
—	—	—	—	37,75±0,0 0,72	—	—	—	—
50	20	20	51	105	25	25	10	10

По длине головы гибриды оказались обладающими меньшей головой, чем линейный и разбросанный (самый большеголовый). Длина хвостового стебля у этих трех групп не дала различий.

Разбросанный из скрещивания № 1, выросший в прудах К. Н. Будникова, по весу мало отличается (при уравненных размерах) от разбросанного в наших прудах, но высота спины его несколько увеличена (37,45 вместо 37,04) при значительном уменьшении наибольшей толщины (19,75 вместо 20,87) и длины головы (31,45 вместе 32,70).

Такие же результаты получены и по загорской пробе: при увеличенном весе (17,00) разбросанный из Загорска имеет малую голову (31,75) и большую высоту тела (38,15) при сравнительно небольшой толщине (20,33).

При ускорении роста, имевшем место и в том и в другом случае, даже при одинаковой длине сеголеток размеры головы значительно уменьшаются и увеличивается высокоспинность при небольшом уменьшении толщины тела.

Пробы из Непрейки дают очень низкий вес (12,78; 12,93 при тех же размерах) и резкое снижение индексов для высоты (33,4; 34,1) и толщины (17,2; 17,4). Разбросанный оказывается здесь несколько более высоко-и широкоспинным, чем голый, взятый из тех же прудов: по весу различия малы и возможно имеют случайное происхождение.

В пробах из Непрейки обнаружена также меньшая длина хвостового стебля.

Истощенность сеголетков из Непрейки мы связываем с отмеченным уже выше значительным перенаселением там выростных прудов и недостаточным питанием мальков. При резком отставании в росте уменьшаются и высота и толщина тела, длина головы (судя по пробам из Непрейки) мало изменяется.

b) Промеры по целым пробам

Результаты, полученные нами при обработке проб из сеголеток от 6 до 10 см, в основном подтверждаются и при анализе данных по целым пробам без разбивки их по размерам.

Мы приводим здесь значения средних с их ошибками ($M \pm m$) и значения среднего квадратического отклонения (σ) для каждого ряда, сведенные в одну таблицу (табл. 6). Остановимся (по необходимости вкратце) на некоторых из полученных нами цифр.

Измерения высоты и толщины сеголеток линейного и разбросанного типа и здесь ясно показывают, что разбросанные являются значительно более высоко-и широкоспинными, обладая вместе с тем и несколько большей головой: гибриды по высоте и ширине занимают промежуточное положение, являясь сравнительно малоголовыми. Мы подчеркиваем далее еще раз, что сеголетки из прудов, на которых работал Будников, более высокоспинны, чем разбросанные из наших основных, но обладают зничительно более узкой спиной. Это необходимо связать с их большим весом (29,6 г) и следовательно значительно более быстрым ростом. Еще более высокие, а также сравнительно узкие карпы из Загорска, тоже достигшие очень большого для этого года веса (30,7 г, отношения $\frac{H}{l}$ и $\frac{l}{H}$ для них соответственно 38,5 и 2,61). Пробы из Непрейки показывают, что при очень слабом росте (вес для голого 7,8 и 13,7, для разбросанного 11,8 и 13,7 г) сеголетки там очень вытянуты и сжаты, так что цифры

для разбросанного сравнялись с цифрами для линейного из скрещивания № 1. Голый здесь оказывается несколько более низкоспинным, чем разбросанный.

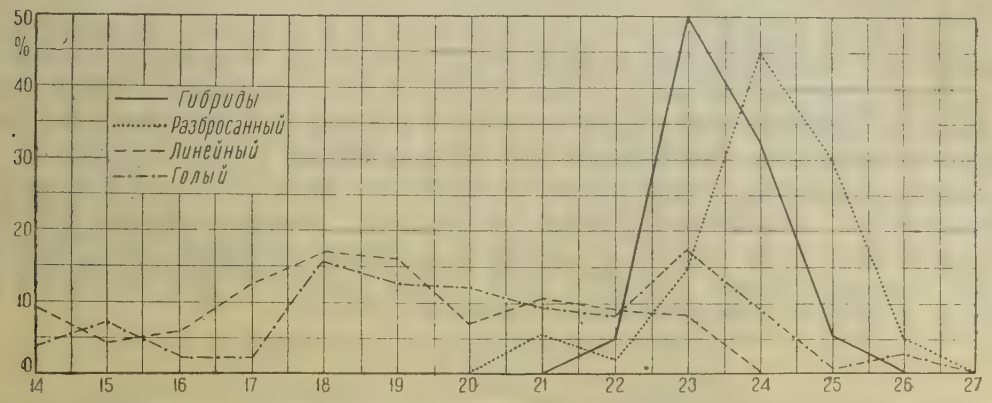


Рис. 17. Число лучей спинного плавника (D) по важнейшим пробам

В табл. 6 кроме разобранных выше признаков приведены еще следующие:

A—D расстояние: разбросанный карп дает несколько большее значение для этого индекса, чем линейный и гибриды.

Длина спинного плавника: наименьшую величину находим у разбросанного, далее идет линейный и наконец гибриды. Интересно отметить, что несмотря на редукцию ряда лучей спинного плавника у линейного, длина плавника у него сравнительно большая.

Наименьшая высота тела: гибриды занимают промежуточное положение между линейным и разбросанным карпом.

Число лучей (D) спинного плавника: редукция их у линейного и голого карпа сильно снижает значение средних (18,5; 20,0 вместо 24,0; 24,11). Плавник голого затронут, судя по этим цифрам, несколько менее. На низкой цифре (22,7) у разбросанного из „Загорска" сказывается наличие в исследованной популяции ряда генов, резко затрагивающих спинной плавник.

Гибриды имеют меньшее число лучей, чем разбросанные (23,35; 24,00).

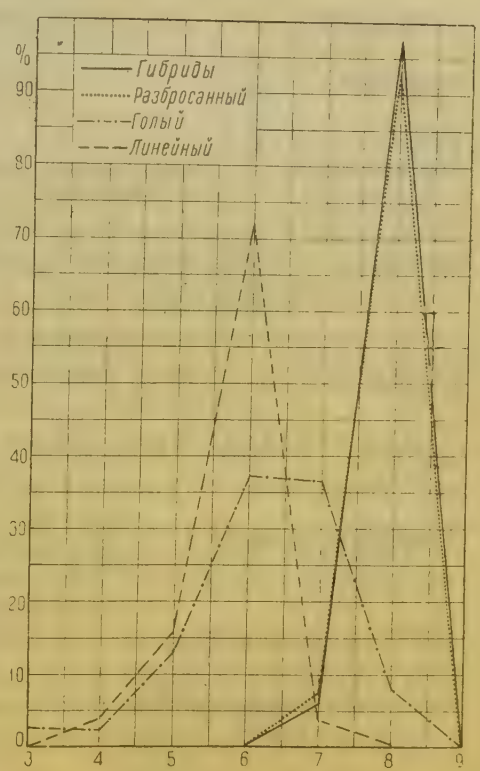


Рис. 18. Число лучей анального плавника (A) по важнейшим пробам

Число лучей (A) анального плавника: линейный и голый также имеют много меньшие значения средних, особенно линейный (скрещивание № 1). Уменьшено число лучей также у загорских сеголеток.

Чтобы дать ясное представление о вариации этих двух признаков (A и D) у исследованных сеголеток, ниже приведены ряды по A и D для важнейших проб (рис. 17 и 18). Нетрудно заметить, насколько

резки различия между голым, линейным и разбросанным карпом, а также и гибридами.

Наконец число чешуй в средней линии удается сосчитать у гибридов (37,85) и у линейных (35,85) (табл. 6).

Справа на табл. 6 помещены средние из промеров сазана, вычисленные по любезно представленным нам Б. И. Черфасом таблицам измерений (сеголетки волжского сазана, 1-е поколение от пойманных в природе производителей, нерест 1931 г.). Как можно видеть по этим немногочисленным измерениям, сеголетки сазана характеризуются небольшой головой, узкой спиной (18,83 у мелких, 19,46 у крупных экземпляров) и особенно ясно вытянутым, низким телом: l/H для них колеблется от 3,005 до 3,025; H/l — соответственно от 33,46 до 32,85. Сазан таким образом еще более вытянут, чем линейный карп, и резко отличается от гибридов.

Таблица 7

Вес

	№ скрещивания	1-я летняя проба	n	2-я летняя проба	n	Средние пробы	n	Весь осенний вылов	n
Разбросанный	скрещивание № 1	—	11	15,96 ± 1,18 5,79	24	14,85 ± 0,82 6,23	57	15,116 ± 0,264 5,91	490
Линейный		—	43	15,15 ± 0,88 4,55	27	14,39 ± 0,71 6,83	92	15,193 ± 0,301 7,25	581
Разбросанный и линейный вместе		5,62 ± 0,30 2,23	54	15,53 ± 0,73 5,17	51	14,52 ± 0,55 6,70	149	15,157 ± 0,203 6,66	1080
Гибриды	скрещивание № 2	**6,81** ± 0,45 3,27	53	**17,64** ± 1,06 7,60	51	**18,02** ± 0,77 7,90	105	**18,584** ± 0,320 8,63	729
Время взятия проб		30 VII.1933		25.VIII.1933		10.X.1933		10.X.1933	

Примечание. Первая строчка каждой клетки дает значение M ± m, вторая — σ

Таблица 8

Реальность различий $\left(\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}\right)$ признаков гибридов от признаков линейного и разбросанного карпа

а) Разность гибридов и разбросанных

	Вес — g	Длина тела l	Наибольшая высота $\frac{H}{l}$	Наибольшая высота $\frac{l}{H}$	Толщина $\frac{B}{l}$	Длина спинного плавника $\frac{d}{l}$
а) Разность между гибридами и разбросанными						
M_{diff}	**8,42**	**3,64**	**11,13**	**8,07**	**5,00**	**3,84**
M гибриды	—	8,21	35,56	2,817	20,36	34,08
M разбросан.	—	7,54	37,14	2,704	21,07	33,30
б) Разность между гибридами и линейными						
$M_{diff.}$	**7,72**	**1,64**	**10,00**	**8,64**	**3,62**	**1,53**
M (гибриды)	—	8,21	35,56	2,817	20,36	34,08
M (линейн.)	—	7,90	34,07	2,938	19,90	33,77

c) Вес сеголеток

Важнейшие данные по весу мы сгруппировали для наглядности в отдельную таблицу (табл 7). Мы видим здесь, что по всем пробам гибриды оказываются более тяжелыми, чем карпы из скрещивания № 1. Различия между ними не сглаживаются к осени, как это следовало ожидать, если бы они определялись разными условиями жизни, различной кормностью водоемов в период до вылова мальков из нерестовиков. При осеннем облове линейный и разбросанный карп дают почти совпадающие цифры, хотя вариация у линейного значительно больше. Средний вес их дает цифру 15,157 г, тогда как вес гибридов 18,584 при очень большой вариации по весу. Превышение в весе таким образом достигает 22,5%.

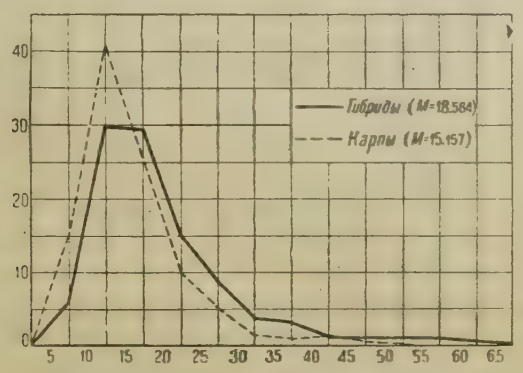


Рис. 19. Кривые веса сеголеток при осеннем облове

Рис. 19 содержит графическое изображение рядов по весу для основных полученных групп сеголеток. Воспитание в одном пруду позволяет нам предполагать наследственные отличия по темпу роста гибридов от культурных карпов (по отношению к данным климатическим условиям), позволяет говорить о гетерозисе при гибридизации карпа с диким сазаном.

d) Сравнение гибридов с линейными и разбросанными сеголетками и диким сазаном

I. Чтобы показать, чем отличаются гибриды от карпов — сеголеток первого скрещивания, мы даем здесь таблицу с значением M_{diff} для важнейших признаков (табл. 8).

По весу, как мы видели, наблюдается значительное превышение у гибридов: M_{diff} имеют значения 8,42 и 7,72, различия вполне реальны.

По длине тела также имеется подобное превышение: как и следовало ожидать, M_{diff} между линейными и гибридами много меньше, чем между разбросанными и гибридами, так как линейные при одинаковом с разбросанными весе значительно более вытянуты и низкоспинны.

По величинам M_{diff} для обоих этих признаков можно судить о реальности и размерах наблюдающегося гетерозиса.

Сравнение средних по высоте и толщине тела, по которым гибриды занимают промежуточное положение между линейным и разбросанным карпом, также дает вполне реальное значение для всех случаев. Если считать за стандарт формы тела карпа форму тела разбросанного, то гибриды несколько отстают по важнейшим показателям от последнего — гетерозиса отметить не удается.

Наконец реальные различия наблюдаются по длине спинного плавника между гибридами и разбросанным карпом.

II. Вычисление M_{diff} между гибридами и сазаном невозможно, нельзя также сравнить их вес и скорость роста. Мы приводим поэтому только средние по основным признакам гибридов и сазана (10 мелких экземпляров).

	Гибриды	Сазан	Линейный карп
Длина тела l	7,97	7,12	7,99
Длина головы $\frac{c}{l}$	31,84	31,83	32,26
Высота $\frac{H}{l}$	35,56	33,46	33,93
Высота $\frac{l}{H}$	2,82	3,01	2,95
Толщина $\frac{B}{l}$	20,35	18,83	19,84

Эти цифры, так же как и помещенные справа для сравнения средние для линейного карпа, говорят о следующем:

1. Гибриды значительно более высокоспинны и широкоспинны, чем сеголетки сазана.

2. По длине головы гибриды не отличаются от сазана (на этой стадии развития).

3. Линейный карп и сазан по отношению высоты к длине близки друг к другу, хотя линейный немного более высокоспинен. И тот и другой вместе с тем имеют узкую спину — линейный также несколько менее узкую.

Итак, мы можем говорить о значительном гетерозисе у сеголеток по весу и длине (по сравнению с карпом; с сазаном сравнения провести не удалось) и о приближении гибридов по высоте и толщине тела к культурному карпу при значительном различии с сазаном. Отметим также, что линейный карп оказался лишь немногим более высокоспинным, чем сазан.

VI. ВОПРОСЫ СЕЛЕКЦИИ КАРПА

а) Проблема „рас“ и генетика

Мы отмечали уже в начале работы при обзоре литературы, насколько запутан вопрос о „расах“ культурного карпа. Особенно спорным является вопрос о том, как изменяются под влиянием внешних условий наиболее характерные для данной „расы“ или „породы“ признаки — форма тела, скорость роста, физиологические особенности.

Скловер считает на основании своих опытов, что высота тела карпа очень сильно варьирует в зависимости от среды: и надо сказать, что очень многие факты подтверждают это положение.

Мы отметим здесь только данные Бородина (по Шретцеру—Schrätzer, 1925) по изучению культурного карпа, завезенного в Америку и одичавшего там. Интересны опыты Плен (Демолль, Плен и Вальтер), показавшие, что различия в степени поражения паразитами и в ряде физиологических признаков между четырьмя „расами“, завезенными

в одно хозяйство, пропадают на второе лето. Многие рыбоводы вообще отбрасывают как лишнюю проблему константности „расовых“ признаков карпа, считая „расой“ согласно Кронахеру (Kronacher) „группу животных, общих по происхождению, по морфологическим и физиологическим признакам, производительности и т. д., дающих при неизменных условиях подобное же потомство“ (цитировано по Скловеру, 1933). Отметим здесь несколько имеющих большое значение для оценки существующих „рас“ и „пород“ карпа обстоятельств.

I. Еще Вальтер (Демолль, Плен и Вальтер) провел опыты по изучению скорости роста дикого сазана в культурных прудах и показал, что в довольно суровых условиях Виленбаха сазан растет не хуже, а может быть и лучше культурного (шварценфельдского зеркального) карпа, именно:

(по Вальтеру) . . .	Средний вес при посадке	Средний вес при облове	Прирост
Сазан	9,0 г.	303 г.	294 г.
Шварценфельд . . .	15,5 „	297 „	281,5 „

В данном случае у нас нет гарантии, что и Вальтер, подобно Рудзинскому, имел дело не с одичавшим культурным карпом, так как существование сейчас дикого сазана в Западной Европе (кроме низовьев Дуная) стоит под большим вопросом. Однако материалы Б. И. Черфаса (1933) по росту сазана в опытном хозяйстве Мосрыбвтуза и данные по темпу роста сазана в природе позволяют говорить о большой скорости роста дикого сазана, немного лишь отстающего от культурного карпа.

II. Опыты Демолля, Плен и Вальтера установили с несомненностью, что в суровых климатических условиях растет лучше всех исследованных „рас“ лаузицкий чешуйчатый карп, далее идут галицийский зеркальный („линейный“) и шварценфельдский (франкский) зеркальный („разбросанный“), на последнем месте стоит айшгрундский „голый“.

Подобное же превышение в росте лаузицкого карпа установлено рядом других исследователей, в частности Вольгемутом (1931) и Росслером (Röszler, 1924—1930). Скловер, исследуя чешуйчатого и зеркального карпа общего происхождения, не находит различий в их скорости роста для Восточной Пруссии), а Науман (Naumann, 1927) для очень благоприятных условий Саксонии устанавливает обратные соотношения—лучший рост галицийского зеркального.

III. Наши опыты выявили наличие у культурного карпа небольшого количества простых мутаций, проявляющихся на чешуе и плавниках и резко сказывающихся на форме тела и очевидно и скорости роста. Определенная высота и толщина спины карпа наследственны, хотя и очень сильно изменяются под воздействием внешней среды (опыт прудов, на которых вел работы К. Н. Будников, карпы рыбхоза Непрейка). При исключительно плохих температурных условиях этого года разбросанный карп рос хотя и наравне с линейным, но был значительно более высокоспинным. Голый, по крайней мере в Непрейке, отставал несколько в росте от разбросанного этого же хозяйства, будучи также немного ниже.

Мы предполагаем на основе всего здесь изложенного, что различия между „расами“ по чешуйчатому покрову (голые, зеркальные и чешуйчатые формы), по плавникам и отчасти по строению тела и скорости роста (последнее по крайней мере для айшгрунда) определяются несколькими основными генами, намеченными нами в этом очерке. Эти гены—чешуйчатый, смещенный, разбросанный, линейный, голый

и вероятно несколько других влияют на многие органы, многие части тела рыб, определяя тем самым различную скорость роста при различных внешних условиях. Мы думаем, что часть этих генов сама по себе вероятно понижает наследственную скорость роста по сравнению с геном нормальной чешуи (А), по крайней мере не повышает ее. Дальнейшим отбором даже при наличии таких понижающих генов во многих „породах“ или „расах“ рыбоводы добились известной быстроты роста, в некоторых случаях вероятно превышающей рост исходных диких форм. Отбор проходил (по зеркальным и голым расам) при условиях намного более благоприятных, чем условия жизни дикого сазана, и поэтому постепенно отбирались гены, ускоряющие рост лишь в мягком климате, в специально приспособленных, требующих внимательного ухода водоемах. При попадании культурных карпов в холодные местности, малокормные водоемы, эти многочисленные мелкие гены естественно теряют свою силу, и мы наблюдаем картину, полученную Вальтером в виленбаховских опытах: лучший рост чешуйчатого и худший—голого карпа. Итак, различия между „расами“ имеют, как мы думаем, наследственную природу и заключаются, с одной стороны, в наличии определенных „основных“ генов, с другой—в насыщении каждой „расы“ и „породы“ мелкими генами, накапливавшимися в процессе многолетней селекции.

По примеру айшгрунда мы можем судить, что этих мелких генов может быть и не так уже много: основной ген или гены, отличающие эту „расу“, возникли около 300 лет назад и с тех пор скорость роста айшгрунда если и увеличилась, то очень незначительно, несмотря на постоянные старания добиться ее повышения.

Поскольку у разных „рас“ карпа могут существовать одни и те же основные гены при различиях в остальном генном балансе, становится еще более расплывчатым и ненужным термин „раса“. Вероятно скоро уже при описании большинства местных „пород“ культурного карпа мы будем руководствоваться в значительной мере их генетической формулой, по крайней мере по некоторым основным генам.

в) Генетика карпа и вопросы селекции

Отбор на скорость роста у карпа сложен и труден и не всегда приводит к ожидаемым результатам. Причиной этого, как мы предполагаем, является то, что в естественных условиях благодаря своей необычайной плодовитости и гибели очень большого процента потомков в борьбе за существование происходит жесткий естественный отбор, отметающий все особи, почему-либо задерживающиеся в росте. Только таким неумолимым отбором обеспечивается по нашим предположениям сохранение высокой скорости роста дикого сазана. Нужен очень продуманный и внимательный искусственный отбор, чтобы не только заменить значительно ослабленный в культурном карповодстве естественный отбор, но и повысить наследственную скорость роста.

Учитывая это, а также основываясь на наших генетических данных, мы приходим к заключению об упоре при селекции карпа не на линейную, а на синтетическую селекцию, на создание определенных схем скрещиваний, при которых комбинации генов обоих родителей были бы наиболее выгодными. К таким скрещиваниям можно отнести прежде всего те, в которых в первом же поколении обнаруживается гетерозис. Помимо нас о резком гетерозисе при ряде скрещиваний говорит де Друэн де Бувилль (de Drouin de Bouville, 1931), приводя опыты Нефбура (Neufbourg) и Унгера (Unger).

Может быть у карпа выгодно не только использовать I поколение гибридов, но при начале длительной селекции всегда проводить не-

сколько отдаленных скрещиваний, чтобы возможно увеличить запас генов, отбираемых в дальнейшем.

Все эти соображения, правда еще очень спорные, но не лешенные основания, говорят в пользу того, что при линейной селекции карпа следует предпочитать не отбор среди десятков тысяч потомков от одного-двух скрещиваний, а тщательное сравнение известного количества скрещиваний, дающих каждое хотя бы и небольшое потомство и выбор среди них лучших. Широкая изменчивость карпа, особенно по скорости роста, также подкрепляет правильность этого вывода: при выборе нескольких особей из многотысячного населения пруда нет никакой гарантии в том, что сохранены действительно наиболее быстрорастущие рыбы, а не случайные ненаследственные отклонения. Методика предлагаемой здесь системы селекции, применяемой во многих отраслях животноводства, упрощается в значительной степени благодаря наличию у карпа ясных по проявлению, легко отличимых генов, позволяющих сравнивать в одном водоеме потомство от разных скрещиваний и тем самым учитывать влияние внешних условий. Можно также всячески рекомендовать предложенную Демоллем, Плен и Вальтером методику использования чешуйчатого карпа (или какого-либо другого) в качестве индикатора путем посадки потомства от скрещивания чешуйчатых производителей во все опытные пруды совместно с изучаемыми карпами и сравнения там их скорости роста (мы называем этот метод методом индикатора).

Итак, селекция на скорость роста хотя и трудна, но при помощи различных указанных выше приемов может быть значительно облегчена и давать, как мы предполагаем, несомненные результаты. Значительно легче осуществима, судя по опыту немецких хозяйств, селекция на мясистость, широкоспинность и высокоспинность—вероятно благодаря тому, что в природе естественный отбор в этом направлении почти не происходит. Здесь вероятно уже и простая массовая селекция может быстро дать желаемые результаты, количество генов, эфективных в этом смысле, вероятно достаточно велико. Судя по нашим опытам уже у сеголеток многие гены обусловливают несомненные различия по форме тела, а Гофман (1927) утверждает, что различия сеголеток связаны прямой корреляцией с различиями взрослых рыб.

Селекция на устойчивость к заболеваниям и неблагоприятным внешним условиям связана раньше всего с испытанием основных генов в условиях данной местности. Во многих случаях выгоднее будет выбрать подходящий исходный материал, наиболее устойчивый к данным условиям, чем проводить подобный отбор вслепую. Изучение основных генов, их анализ должны значительно упростить эту задачу, но и массовая селекция, а также использование диких выносливых сазанов для гибридизации могут иметь здесь большое значение.

Как уже отмечено выше, различия между отдельными генами (судя по нашем данным) по всему комплексу признаков, учитываемых при селекции, очень значительны. Поэтому при всякой планомерной целенаправленной селекции надо прежде всего в начале работы испытать на рост и развитие в данных условиях возможно большее количество различных генотипов карпа. Это предохранит от излишней работы по улучшению плохих исходных производителей.

Наконец особенно быстрых и легко достижимых успехов следует ожидать от селекции на освобождение карповых популяций от многочисленных вредных генов, в очень большом проценте засоряющих

наши рыбхозы (наши материалы, данные Вундера). Многие из этих генов, особенно действующие на жаберную крышку, позвоночник и хвостовой плавник, резко снижают рост и жизнеспособность рыб (Вундер, 1932), часто приводя к их гибели на первый или второй год жизни. Уже очень поверхностное изучение мальков указывает нам, каких производителей следует забраковать как гетерозиготных или даже гомозиготных по этим вредным генам и какие пары дают наиболее здоровое потомство, чистое от наследственных недостатков. Наследование этих генов, как и основных генов „пород" карпа, должно быть изучено в ближайшем будущем, тем более что генетическая работа с карпом неожиданно оказалась эфективной и плодотворной.

Подводя итоги всем положениям, высказанным выше, и пытаясь оценить значение генетических методов в селекционной работе с карпом, мы полагаем, что оно не меньше, а значительно больше, чем в остальных областях животноводства. Генетический метод может и должен определять важнейшие пути и способы селекции карпа.

VII. ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Из проведенного выше генетического анализа скрещиваний, описания сеголетков из рыбхозов и биометрического изучения сеголетков попытаемся сделать теперь некоторые важнейшие выводы. В наших скрещиваниях мы встретились с 4 основными генами — голым (nudus), линейным (linearis), разбросанным (dispersus), чешуйчатым (squamatus), составляющими повидимому одну серию аллеломорфов и действующими на чешуйчатый покров и плавники карпа. Весьма вероятно, что эти гены одновременно определяют различную форму тела, различное поведение и жизнеспособность и вероятно различный рост сеголеток (для линейного и разбросанного это установлено довольно убедительно). Линейный оказался менее жизнеспособным в первый период жизни и обладающим более вытянутым телом, хотя не отставал в росте от разбросанного. Часть этих генов (голый и линейный) действует плейотропно по нашей гипотезе на плавники, благодаря чему очень легко могут быть отличены.

Сеголетки из рыбхозов оказались чрезвычайно разнообразными по своим генам чешуи, но как правило эти гены сравнительно легко отличать друг от друга. Часть из них может быть независима от упомянутой нами серии, но некоторые вероятно входят в нее, увеличивая этим число множественных аллеломорфов. К таким, мы предполагаем, относятся гены „смещенный" (irregularis) и „крупночешуйчатый" (macrosquamatus), встреченные нами в нескольких рыбхозах.

Основным выводом из изучения популяций рыбхозов является тот факт, что эти популяции носят огромный процент всевозможных резко выраженных уродств. Описательный метод, примененный нами, заставляет быть осторожными в выводах, но весьма вероятно, что мы имеем дело с простыми генами, вероятно в большинстве рецессивными и понижающими во многих случаях жизнеспособность карпов. Достаточно отметить, что в одной пробе найдено более 80% особей с редукцией жаберной крышки, настолько резкой, что жабры остаются совершенно открытыми. Отдельные рыбхозы лучше, некоторые хуже в этом отношении, но наши данные слишком малы, чтобы дать ясную оценку производителям этих рыбхозов. Важно то, что исследование этих вредных признаков и освобождение от них фонда производителей оказывается легко выполнимым; важно, что уже при простом массовом просмотре сеголетков при осеннем облове и при

скрещивании по возможности только пары производителей мы получаем возможность изучить гены уродств с достаточной тщательностью. Нет надобности за немногими исключениями выращивать их до половозрелости; уже описания сеголетков, особенно в большом количестве от каждого скрещивания, позволяют судить о производителях. Отличие таких наследственных уродств от всевозможных ненаследуемых повреждений и заболеваний почти во всех случаях не представляет особых трудностей.

Наконец наши опыты скрещивания сазана с карпом дали значительное превышение в весе гибридов по сравнению с весом карпов. Мы не можем еще утверждать, что действительно имеем дело с гетерозисом, так как в условиях холодного лета гибриды вероятно более стойки к температурным колебаниям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alda T. On the inheritance of color in a fresh-water fish Aplocheilus latipes, Genetics, p. 554, 1921.—2. Арнольд, Породы карпа, Б. С. Э.—3. Biologische und Variationstatistische Untersuchungen an Ostpreussischen Karpfenstämmen, All. Fisch. Zeit., Nr. 1, S. 11, 1932.—4. Buschkiel, Teichwirtschaftliche Erfahrungen mit Karpfen in den Tropen, Zeit. f. Fischerei, Bd. XXXI, H. 4, 1933. — 5. Cernaef W. und Nowak, W. Studien zur Beurteilung des Exterieurs des Karpfens, Zeit. f. Fischerei, Bd. XXX, H. 3. 1932.—6. Debschitz und Walter, Die Kennzeichnung der Karpfenrassen, Fisch. Zeit., Bd. 28, Nr. 24, 1925.—7. Demoll, Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit verschiedener Karpfenrassen, All. Fisch Zeit., Nr 15 u. 35, 1924.—8. Demoll, Plehn und Walter, Untersuchungen über Rassenkarpfen., Arb, d. Deutschen Landwirt-Ges., H. 358, 1928.—9. Demoll und Maier., Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. 1 Geschichte der Binnenfischerei: II. Teichwirtschaft., Stuttgart, Bd. IV, 1932.—10. De Drouin de Bouville, Le format des Carpes, Verh. d. int. Verein f. theor. und angew. Limnologie, Nr. 5, 1930.—11. Idem, Les pretendues races de Carpes. Comptes Rendus du XII Congres Int. d'Agric, à Varsovie Bd. II, 1927.—12. Idem, Une réussite carpicole: le croisement Beauvoir, Bulletin franc. piscicult., Nr. 1, Fevrier, 1930.—13. Engel O., Betrachtungen über den Karpfen, Fisch. Zeit., Nr. 35, 1928.—14. Fischer, F., Zur Karpfen Bastard-Züchtung, Deutsch. Landw. Presse, 7, 1880.—15. Goudrich H., Mendelian inheritance in fish, Quart. Rev. Biol, 4, p. 83—99, 1929.—16. Гримм О., Рыбоводство. Москва—Ленинград, 1931.—17. Hänsel, Rassenkennzeichen des Galizier Spiegelkarpfens., Fisch. Zeit, N. 20, 1925.—18. Hofer B., Die Rassen der Karpfen, All. Fisch Zeit., 23 Jahrg., Bd. XXV, 1898.—19. Hofmann J., Die Aischgründer Karpfenrasse, Zeit. f. Fisch, Bd. XXV. 1927.—20. Knauthe J., Die Karpfenzucht (Walter „Über Karpfenrassen"), 41—85, 1901.—21. Kostomarov, Prispêvek ke studiu exteriêru a vzrüstu kaprich nàsad ruznèho puvo u. (Beitrag zur Exterieur- und Wachstumstudien an Karpfensätzen verschiedener Abstammung), Ceskosl. rybar. zemêdêlske, S. 50,1929.—22. Keizanecky J, K metodice mereni a posuzov ni exteriéru a hodnoty kapra (Zur Methodik der Messung und Beurteilung des Exterieurs und Wertes des Karpfens), Vèstnik csl. akad. zemedelské, C. 3., R. 6, 1930.—23. Leonhardt E., Der Karpfen, Neudamm, 1906.—24. Morcinek P., Geschichte des Dubisch-Verfahrens und des von Dubisch herangezüchteten schlesischen Karpfens, K. K. Oster. Land. und Fortwirtsch.-Gesell. 1909.—25. Matsul V., Genetical studies of Fresh Water Fish. I. On the New Mutants in Carp (Cyprinus carpio). Journ. of the Imper. Fish. Experim. Station, Tokyo., Nr. I, 1930.—26. Idem, Genetical studies of Fresh Water Fish. 2. On the Hybrid of Cyprinus carpio L. and Carassius auratus. Journ. Imper. Fish. Exper. Station, Tokyo, Nr. 2, 1931.—27. Naumann zu Königsbrück, Variation-Statistische Untersuchungen über morphologischen und physiologischen Eigenschaften an Karpfen, Inaug.-Diss., Halle-Wittemberg, 1927.—28. Opitz, H., Zucht und Leistungen der Rassenkarpfen., Fisch. Zeit., 33, 1928.—29. Praktikus und Walter, Welcher ist die beste Karpfenrasse? Fisch. Zeit., N. 52, 1926—30. Idem, Rassenkennzeichnen des Karpfens, Fisch. Zeit., 28, Nr. 10, 1925.—31. Röszler, Pokusna Stanica za Ribnja Carstvo Crna Mlaka u. godini, 1925, 1926, 1927, 1928, 1929, 1930, Belgrad-Zagreb, 1925—1931.—32. Rudzinski, Über Kreuzungsversuche bei Karpfen, Fisch. Zeit., N. 30—32, 1928.—33. Schäperklaus., Kiemendeckelerkrankungen, Fisch. Zeit., 1926.—34. Scheuring und Thompson, Dickkopfkarpfen., Allg. Fisch. Zeit. 1929.—35. Schmidt, Salmo trutta. La valeur de l'individue à titre de generateur aprecies la méthode du croisement diallele, C. r. Labor. Carlsberg, 14, 6, J. of Gen., 9, 1, 1919.—36. Schrätzer, Wild gewordene' Edelkarpfen, Fisch Zeit, 28, 1925.—37. Sklower., Untersuchungen über Fragen der Karpfenzucht, Zeit. f. Fisch., Bd. 31, H. 2, 1933.—38. Smolian,

Die Bedeutung der Karpfenrassen bei der Zucht., Bayer. Zèitung, Forst. Jagt. Fisch. Sept., 1916.—39 Idem, Merkbuch der Binnenfischerei, Bd. 2, 1920.—40. Stêpân, Denegeriert unser Karpfen? Csl. Rybàr Roc. 8, t. 2—3, 4 1928. — 41. Idem, Zur Auswahl der besten Laichkarpfen., Csl. Rybar, Roc. 9, c. 9, 1929.—42. Idem, Der, Böhmische Karpfen. Zàjmy zemedelskè vyroby, R. 8, 1931.—43. Susta., Fünf Jahrhunderte der Teichwirtschaft in Wittingau, Stettin., 1898.—44. Черфас Б., Сазан как объект прудового хозяйства, Рыбн. хоз. СССР, № 2, 1933.—45. Thompson. The „knothesd" Carp of the Illinois River, Depart. Regist. a. Educ. State of Illinois, vol. XVII, A. VIII., 1928.—46. Unger E., The Hungarian Carps and other Fishes, their life and economic significance, Comptes rend. du IV Cong. Int. Limn. théor. et appl., VII, 1929.—47. Vergleich zwischen Edelkarpfen und Holländischen Bauerkarpfen, Fisch. Zeit., N. 43, 1924.—48. Walter W., Über Karpfenrassen, Fisch. Zeit., Bd. 1, N. 8-9, 1898.—49. Idem, Kleiner Leitfaden der Teichdüngüng Neudamm., 1921.—50. Idem, Die Kennzeichnung der Karpfenrassen, Fisch. Zeit., N. 24., 1925.—51. Wild gewordene Edelkarpfen, Fisch. Zeit., N. 17., 1925.—52. Winge O., The location of eighteen genes in Lebistes reticulatus, Journ. of Genet., vol. 18, Nr. 1, 1927.—53. Wohlgemuth, Leistungsprüfungsversuche an Karpfen verschiedener Stämme, Korrespond. Blatt. f. Fisch. Zücht. Teichwirtsch. u. Seab., Nr. 6, 7, 1926.—54. Wunder, Über erbliche Fehler beim Karpfen., Zeit. f. Fisch., 29, 1931.—55. Idem, Bedeutung und Methodik der Vererbungsforschung in der Karpfenteichwirtschaft, Zeit. f. und. Abst. u. Vererb.-Lehre, LXII., 1932.—56. Idem., Beschädigungen bei Karpfen, ihre Ursache und Vermeidung, Zeit. f. Fisch., XXX, H. 1., 1932. — 57. Арнольд, Прудовое карповое хозяйство, Справочник по рыбному хозяйству мал. водоемов, 1934.—58. Кирпичников В. С., О селекции карпа, Рыбное хозяйство СССР, № 3, 1933.— 59. Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И. Опыт генетического изучения карпа, Рыбное хозяйство СССР, № 2, 1934.

MATERIALS TO GENETICS AND SELECTION OF THE CARP

By V. S. Kirpichnikov and E. I. Balkashina

Summary

1. A review of literature data shows that excepting a large number of works concerning the „races" of the cultivated carp, up to date there exist no genetical studies on carp.

2. On the basis of two crosses (carp with carp and carp with wild carp) it is concluded that the wild-type of the scales is dominant, and a hypothesis of multiple allelomorphs is advanced to explain the scale characters of cultivated and wild carp.

Most dominant is the gene A (squamatus) which determins the wild scales; a^d (dispersus) is recessive to it, but dominant (as well as A) in respect to a^l (linearis); and finally, a^n (nudus) is recessive to all of them. Incomplete dominance of all these genes is highly probable.

3. According to the hypothesis advanced, the genes linearis and nudus exert a pleiotropic effect of the structure of the fins, influencing the dorsal and anal ones.

4. The linearis gene affects moreover the form of the body, causing its elongation. Dispersus fishes have a higher back, than linearis ones.

5. The „hybrids" between wild and cultivated carp in respect to their body-form approach the cultivated carp, but are heavier, than the latter.

6. An examination of the year's fry of the carp in five fish-propagating farms in the Moscow district showed a number of variations, the hereditary nature of which is highly probable. A high infection by genes causing different abnormalities of the carp was observed in these farms.

7. A mass description of the year's fry in fish-propagating farms during the autumn fishing season is a good method for the study of hereditary abnormalities and allows the elimination of fish heterozygous in respect to these characters.

8. On the basis of genetical data and the analysis of literature concerning carp's selection it is urgently advised to practice carp's synthetic selection.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП 1

МАТЕРИАЛЫ ПО ИХТИОФАУНЕ ГОРОДИЩ БАССЕЙНОВ ВЕТЛУГИ И ВЯТКИ

Г. В. Никольский (Москва)

Попытка восстановить ихтиофауну того или иного водоема по остаткам, находимым в стоянках древнего человека, не является новой. Начиная с классической работы Рютимейера (Rütimeyer, 14), давшего описание животных, обнаруженных при исследованиях остатков свайных построек в Швейцарии, мы имеем ряд работ, авторы которых пытаются восстановить ихтиофауну водоемов в том состоянии, в котором она находилась многие тысячелетия назад. В русской литературе имеется также ряд работ, касающихся интересующей нас темы. В монографии Иностранцева, посвященной доисторическому человеку побережья Ладожского озера (7), описанию остатков рыб и попытке восстановить характер ихтиофауны, уделено значительное место. Работа проделана одним из классиков русской ихтиологии К. Ф. Кесслером на материале в 2 140 остатков костей. Ряд выводов этой работы чрезвычайно интересен, так как проливает свет на изменения ихтиофауны под влиянием изменения географических условий, как-то: изменения климата, связанного с ледником, изменения характера водоемов и т. д.

В вышедшей в 1929 г. небольшой работе М. И. Тихий (16) на незначительном материале палеолита пещер Крыма также говорит преимущественно о влиянии изменения географических условий и почти не останавливается на влиянии человека на ихтиофауну. Да на материале из палеолитических стоянок подметить и выделить влияние человека конечно чрезвычайно трудно, а порой и совершенно невозможно.

В то время как все цитированные работы касаются изменений ихтиофауны под влиянием изменения географических условий, целью настоящей статьи является выявление тех изменений, которые внесены в ихтиофауну преимущественно человеком. Как проявилось воздействие человека непосредственно на рыбу или на окружающий ландшафт, а может быть обоими путями, по каким направлениям шло это воздействие и в чем оно выразилось, — вот основные задачи настоящей статьи.

Наш материал относится к культуре так называемого „костеносного“ типа, т. е. отделенной от нас временем около двух тысячелетий. За это время у нас нет оснований предполагать наличие сильного изменения климата или других факторов, обусловливающих ландшафт данной местности. Поэтому естественно, что большинство тех изменений, которые нам удалось подметить в составе ихтиофауны и в

биологических особенностях отдельных видов, с большей долей уверенности могут быть отнесены за счет влияния человека, а именно колонизации края, интенсификации рыбного промысла, который несомненно должен был отразиться на отдельных видах неодинаково. Красная рыба должна была в первую очередь подвергнуться влиянию, поэтому на представителях этой группы мы должны рассчитывать обнаружить наибольшие изменения.

В каком же направлении мы можем ожидать изменений? Неравномерное распределение промысла по объектам естественно вызовет перенапряжение запасов некоторых видов и постепенное изменение их процента в общем улове. Поэтому естественно, что в нашем материале мы должны ожидать иное соотношение пород, чем в настоящее время. Точно так же интенсивный промысел ряда видов должен изменить их промысловые показатели, т. е. средний размер и возраст промысловых уловов.

Но совершенно несомненно также, что методы добычи рыбы два тысячелетия назад и сейчас отличаются одни от других и естественно, что изменение орудий лова изменило и состав уловов. Наличие в материале рыб различных видов и размеров говорит в пользу того, что в исследованных стоянках лов производился не только острогой и крючком, но в ходу уже были и сетяные орудия, что тем более вероятно, что даже в более ранних стоянках из близких районов (Ока) имеются несомненные остатки сетяных орудий (отпечатки на посуде).

Остановимся теперь вкратце на нашем материале (1, 6). У нас имеются сборы из четырех городищ: из Одоевского, Богородского и Чертова на р. Ветлуге и Буйского на р. Буе, притоке Вятки. Одоевское городище, расположенное на правом берегу р. Ветлуги между впадением рек Малой Якшеги и Неи, дало нам наибольший материал — около 180 остатков определимых костей.

Богородское городище, расположенное также на правом берегу, но ниже г. Ветлуги, дало всего 7 остатков костей только одного вида — сома Silurus glanis L.

Чертово городище содержит остатков несколько больше, чем предыдущее, но также очень немного (11 штук).

Буйское городище расположено, как мы указывали, на р. Буе, притоке р. Вятки выше г. Уржума. Материал из этого городища относится к несколько более позднему времени, но вследствие своей малочисленности (всего 5 определимых остатков) подметить какие-либо изменения в ихтиофауне не представляется возможным. Число видов в нашем материале также невелико. Из Одоевского городища мы имеем несомненных 11 видов, из Богородского — 1, из Чертова — 4, Буйского—3. Виды следующие:

Одоевское городище

	Количество определимых остатков
Acipenser ruthenus L.	47
Acipenser güldenstädti Br.	3
Stenodus leucichthys (Güld.)	4 (чешуя)
Leuciscus idus (L.)	11
Abramis brama (L.)	13
Carassius sp?	2
Silurus glanis L.	42
Esox lucius L.	37

	Количество определимых остатков
Lucioperca lucioperca (L.)	8
Perca fluviatilis L.	19
Acerina cernua (L.)	1
Богородское городище	
Silurus glanis L.	7
Чертово городище	
Leuciscus cephalus (L.)?	2
Silurus glanis L.	1
Esox lucius L.	4
Perca fluviatilis L.	4
Буйское городище	
Acipenser ruthenus L.	2
Leuciscus idus (L.)	1
Esox lucius L.	1

Как видно из приведенной таблицы, наибольший материал имелся у нас по Одоевскому городищу. Поэтому в дальнейшем мы будем базироваться преимущественно на данных по этому городищу.

Таким образом наибольшее количество материала мы имеем по стерляди, сому, щуке и окуню. Видимо эти виды у обитателей Одоевского и других исследованных городищ являлись основными объектами рыболовства. Для большей ясности мы свели наш материал по Одоевскому городищу в таблицу, показывающую предполагаемое значение в промысле того времени отдельных видов рыб.

Основные объекты промысла	Второстепенные объекты промысла	Случайные объекты промысла
Число остатков более 20	Число остатков больше 5	Число остатков менее 5
Acipenser ruthenus L.	Leucisocus idus (L.)	Acipenser güldenstädtii Br.
Silurus glanis L.	Abramis brama (L.)	Stenodus leucichthys (Güld.)
Esox lucius L.	Lucioperca lucioperca (L.)	Carassius sp.?
Perca fluviatilis L.		Acerina cernua (L.)

Несомненно, что приводимая табличка является лишь первым приближением к действительному соотношению, но и она позволяет сделать ряд довольно правдоподобных предположений.

Повидимому основными способами лова у жителей Одоевского и других городищ Поветлужья являлся крючный лов на животную насадку. Вероятно некоторую роль играла острога и лишь второстепенное значение имели сети.

Нам хотелось здесь отметить, что подобного рода материалы из стоянок доисторического человека, не говоря уже о неолите, но и значительно более поздние представляют очень большой интерес не только теоретический, но и с рыбохозяйственной точки зрения, ибо изменения, произошедшие под влиянием человека в течение столь длительного периода, могут пролить свет на причины, вызывающие изменение запасов вида. Особенно интересен материал с одного и того же места, собранный из культурных слоев различного времени. На таком материале мы часто можем уловить время подрыва запасов вида. Подобного рода пример приводит для бобра на материале из изучаемого района А. Н. Формозов (17). Для этого вида удалось установить совершенно определенно, начиная с какого слоя он был истреблен и из зверя, остатки которого встречались в нижних слоях в значительном количестве, превратился в редкое животное.

Переходим теперь к обзору отдельных видов.

Сем. Acipenseridae — осетровые

Acipenser güldenstädti Brandt — русский осетр

В наших материалах имеются остатки всего лишь повидимому двух экземпляров из Одоевского городища. Остатки состоят из двух marginalia и одной operculum.

Длина marginalia 10,6 и 10,4 см, ширина сочленовной поверхности у обоих экземпляров 3,05 см. Вычисленные размеры рыб дают цифры около 110 см.

По материалам, любезно предоставленным в наше распоряжение Б. С. Ильиным, длина луча у ныне живущих осетров из Волги составляет около 9% длины тела, а ширина сочленовной поверхности 2,8—3%.

В настоящее время осетр в обследованной местности встречается довольно редко. Для Вятки Лукаш (8) указывает, что осетр встречается в ней весьма редко, придерживаясь преимущественно фарватера. Максимальные размеры в верхнем течении Вятки до 1 арш. (72 см), вес 2,8 кг. В устьях Вятки по данным Берга (3) осетр достигает значительно большего веса. Так, в 1904 г. был пойман осетр весом 27 кг 200 г. В Ветлугу осетр подымается в настоящее время (1906) на 200 км выше г. Ветлуги, а возможно и выше.

Таким образом как в исследованное, так и в настоящее время осетр в описываемом районе являлся довольно редкой рыбой и в промысле у жителей Одоевского и других городищ не играл существенной роли. Размеры пойманных жителями Одоевского городища осетров при сравнении с современными также не позволяют подметить разницы.

Остановимся теперь вкратце на тех остеологических отличиях, которые позволили нам из большого количества остатков Acipenser ruthenus выделить три остатка Acipenser güldenstädti Br. Operculum отличается достаточно резко и мы о ней говорить не будем. Остановимся на marginalia, которые представляют наибольший интерес.

Основное отличие по этой кости осетра от стерляди заключается в том, что у осетра луч плавника значительно короче при одинаковых размерах сочленовной поверхности. В то время как по нашим материалам у стерляди размеры сочленовной поверхности (расстояние между наиболее удаленными друг от друга точками раскрыва) в процентах от длины marginalia составляет в среднем 20 с колебаниями от 17,5 до 24, у осетра этот же признак дает 28—29, т. е. на 8—10% больше, чем у стерляди. Характерным также для marginalia Acipenser güldenstädti является их большая изогнутость.

Acipenser ruthenus L. — стерлядь

В настоящее время стерлядь в исследованном районе распространена весьма широко. По данным Берга (3) „в Ветлуге стерлядь живет в большом количестве, поднимается очень высоко выше г. Ветлуги и заходит даже в притоки Ветлуги“, так что нахождение в наших материалах остатков этого вида не представляется неожиданным.

Как мы уже писали выше, у нас имеется 47 экземпляров различных костей, принадлежащих минимум 21 экземпляру.

Из Одоевского городища остатки следующие (рис. 1): parasphenoideum—от десяти крупных стерлядей, cleithrum—5 экземпляров, из них 4 принадлежат крупным и 1 небольшому экземпляру, praeoperculum—от 2 крупных стерлядей, operculum—2 экземпляра, nuchale — 2

штуки, прочих костей крыши черепа—4, marginalia—22 штуки. Из Буйского городища: marginalia 3 штуки.

Пользуясь имевшимся в нашем распоряжении остеологическим материалом, мы вычислили приблизительные размеры тех рыб, которым принадлежали найденные кости.

Эти данные представляют особенный интерес потому, что по ним мы можем с дить с достаточной степенью вероятности о тех изменениях, которые претерпело стадо стерляди исследуемого бассейна под влиянием промысла за истекший период.

Тот факт, что и в остатках рыб из Одоевского городища этот вид содержится в наибольшем количестве, занимая первое место, показывает, что и в то время стерлядь составляла один из основных, даже повидимому главнейший объект рыбного промысла. К сожалению данных о размерах ловимых в настоящее время в исследуемом районе стерлядей нет. Данные Л. С. Берга за 1904 г. относятся к району Волги у впадения Ветлуги. Новейшая же работа Г. А. Кузьмина—Караваева (12), любезно переданная в мое распоряжение Г. Н. Монастырским, относится преимущественно к участку Волги между Саратовым и Сталинградом. Но так как и эти данные позволяют получить некоторую картину изменения размеров стерляди за истекший период времени около двух тысячелетий, то мы их приводим.

Данные, приводимые в работе Л. С Берга (3), для того чтобы сделать сравнимыми с нашими, нам пришлось несколько видоизменить, именно перечислить в сантиметры и ряды, приводимые им, привести к виду, удобному для сравнения с материалом Караваева и моими.

Ниже приводим размеры промышляемых стерлядей.

По Л. С. Бергу (1904)

20 — 30	— 40	— 50	— 60	— 70	— 80	M ± m	σ
44,5%	47,8	5,3	2,0	0,35	0,20	31,7 ± 0,7	7,3

По Г. А. Караваеву (1930)

25 — 30	— 35	— 40	— 45	— 50	— 55	— 60	— 65	— 70	— 75	— 80	M ± m	σ
1,3	7,7	39,5	29,5	13,4	3,3	3,3	0,5	0,5	0,5	0,5	41,8 ± 0,6	7,3

Одоевское городище

35 — 40	— 45	— 50	— 55	— 60	— 65	— 70	— 75	— 80	M ± m	σ
4,8	9,5	23,6	19,0	14,4	14,4	9,5	—	4,8	54,4 ± 2,1	9,6

Вычисленная реальность разницы между сравниваемыми рядами во всех случаях показывает совершенно достаточную величину, позволяющую констатировать вполне определенное отличие между сравниваемыми пробами.

Разница, вычисленная по формуле $Mdiff = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$, при сравнении наших данных с данными Г. А. Кузьмина—Караваева дает величину 5,8, а при сравнении с данным Л. С. Берга—10,6.

Таким образом нам удалось установить наличие определенного уменьшения размеров волжской стерляди под влиянием промысла минимум на 10 см. Действительно если мы посмотрим на приведенные выше ряды, то увидим, что ряд размеров одоевских стерлядей сдвинут на два класса в сторону по сравнению с материалом Кузьмина - Караваева. Очень мелких экземпляров жители Одоевского городища не промышляли Самые маленькие стерляди, захватываемые промыслом того времени, были не менее 35 см. В то время как по данным

Караваева рыбы меньше 35 см составляют около 9% улова, данные Л. С. Берга показывают еще больший процент рыб меньше 35 см. По данным указанного автора 44,5% стерлядей, выловленных в 1904 г. в районе IV Смотрительского участка, имели размеры меньше 30 см. Интересно, что все сравниваемые ряды размеров волжских стерлядей, как ныне живущих, так и добытых в Одоевском городище, не превышают 80 см. Этот факт указывает на то, что стерлядь в бассейне Волги редко доживает до размеров более 80 см, и если не бывает ранее выловлена, то вероятно погибает естественной смертью. Случаи же поимки более крупных стерлядей являются чрезвычайно редкими (4).

Одним из вопросов, который встал перед нами при изучении собранных остатков, было определение возраста рыб, ловимых обитателями Одоевского и других исследованных городищ.

К сожалению operculum, cleithrum и другие кости одоевских стерлядей настолько сильно потускнели от долгого пребывания в земле, что разобраться в годичных кольцах и составить себе представление о росте и возрасте стерляди того времени совершенно не представлялось возможным. Единственным путем, которым мы могли итти при разрешении поставленного вопроса в отношении стерляди, была попытка сделать шлифы с marginalia. К сожалению большинство marginalia при попытке сделать шлиф крошилось и изготовить его не удавалось. Кроме того оказались малопригодными применяемые обычно для этой цели пилки для выпиливания из дерева. После ряда безуспешных попыток нам удалось сделать шлиф при помощи особого сорта пилок, употребляемых для работы по твердым древесным породам для изготовления точных приборов. Эти пилки имеют значительно более мелкие зубцы и при выпиливании не так крошат кость. В результате из всех marginalia нам удалось изготовить только 17 шлифов, из них 2 приходится на Буйское и 15 на Одоевское городище. При просмотре оказалось, что 3 шлифа из Одоевского городища имеют очень плохую видимость, так что определить по ним возраст экземпляра не представлялось возможным.

На основании полученных 12 определений для Одоевского и 2 для Буйского городищ конечно составить себе ясную картину возраста и роста стерляди в исследованном водоеме в тот период довольно трудно, но все же некоторые материалы к познанию интересующего нас вопроса полученные данные несомненно дают.

В приводимой таблице даны размеры и возраст стерлядей из Одоевского и Буйского городищ.

№	Возраст	Размеры	№	Возраст	Размеры
		Одоевское городище			
			11	6	44
1	10	54	12	4	35
2	12	65	14	7	48
4	10	57,5	19	14	63,5
8	8	49,5	20	10	58
9	8	45,5	21	5	42
		Буйское городище			
1	4	40			
2	5	43			

Из смежных наиболее близкими являются материалы М. И. Меньшикова из Камы у Перми, основанные также на небольшом материале.

В приведенной таблице даны средние, вычисленные по нашим материалам, а также данные М. И. Меньшикова (11) и А. Л. Бенинг (2).

Размеры отдельных возрастных групп стерляди

Из Одоевского и Буйского городищ

Возраст	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Размер	37,5	42,5	44,0	48,0	47,5	—	56,5	—	65	—	63,5
Число экземпляров	1	2	1	1	2	—	3	—	1	—	1

Из Камы у Перми (11)

Возраст	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Размер	38,2	41,0	46,0	45,6	49,8	52,6	60,4	61,5	67,2
Число экземпляров	1	1	2	5	9	7	8	4	5

Из Волги у Саратова (2)

Возраст	8	9	10	11	12	13	14
Размер	48,3	52,6	55,8	61,0	69,0	—	78
Число экземпляров	6	7	—	6	1	—	1

Во всех трех сравниваемых пробах материал очень невелик, но все же повидимому можно сделать вывод, что темп роста во всех случаях очень близок, лишь немного отстают в росте стерляди из Одоевского и Буйского городищ.

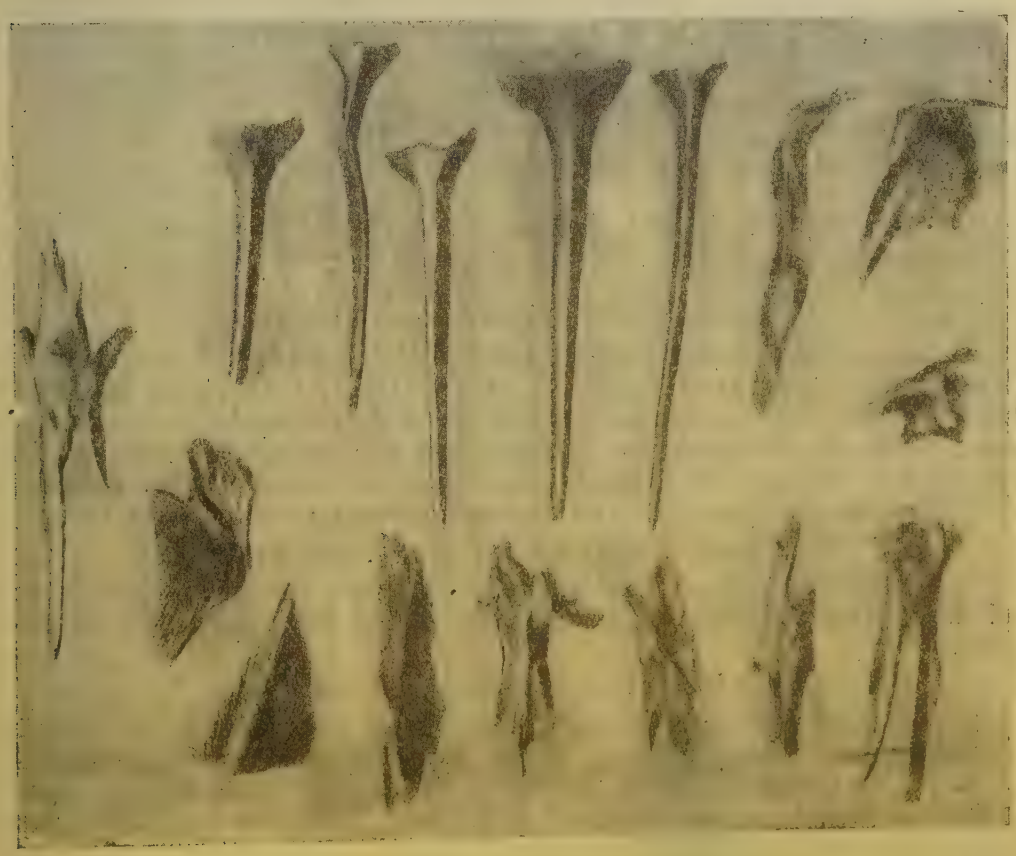


Рис. 1. Остатки Acipenser ruthenus L. Knochenreste von Acipenser ruthenus L.

Сем. Salmonidae—лососевые

Из представителей этого семейства для Ветлуги Л. С. Берг не указывает ни одного вида (3, 4). В наших же материалах из Одоевского городища имеются остатки одного представителя лососевых, именно

Stenodus leucichthys (Güld.)—белорыбица[1]

В настоящее время белорыбица редко подымается по Волге выше устья Камы, но по свидетельству Гюльденштедта раньше она доходила до Ржева (4).

Наши данные показывают, что два тысячелетия назад белорыбица заходила и в Ветлугу и подымалась по этой реке выше Ветлуги.

Материал состоит из четырех характерных чешуй этого вида (рис. 2). Две чешуи принадлежат крупным и две более мелким рыбам. По одной из мелких чешуй удается установить возраст рыбы равным 5 годам.

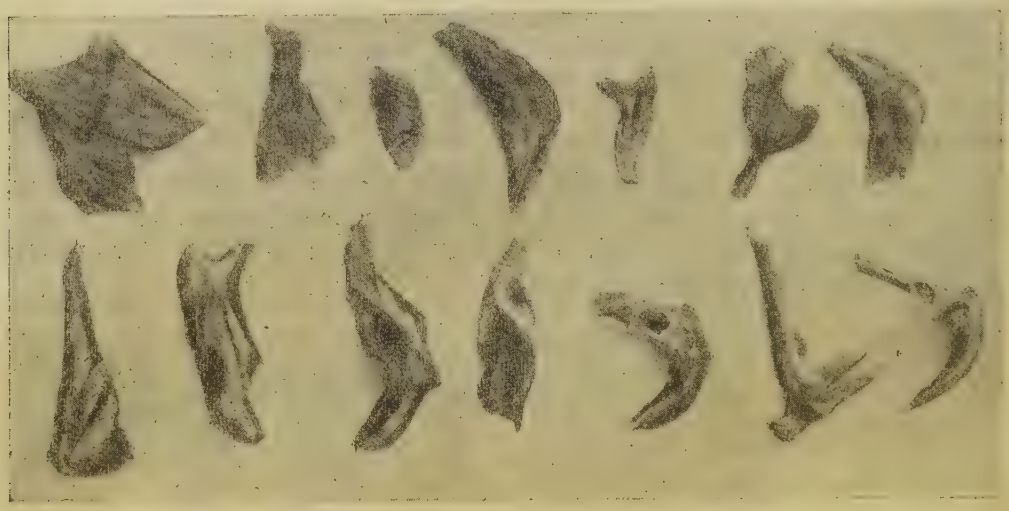


Рис. 2. Остатки Cyprinidae u. Acerina cernus L. Knochenreste von Cyprinidaeu und Kaulbarsch Acerina cernus (L.)

Сем. Cyprinidae—карповые

Карповые по данным Л. С. Берга (3) составляют в ихтиофауне больше 60% (19 видов), правда, промыслом из их числа захватываются и в настоящее время далеко не все, но даже если откинуть часть непромысловых видов, то и тогда все же наш материал будет отличаться значительной бедностью представителями этого семейства.

Среди остатков карповых нами обнаружены следующие виды:

Leuciscus cephalus (L.)—голавль (?)

В наших материалах из Чертова городища имеются остатки operculum и praeoperculum от маленького экземпляра повидимому этого вида.

Leuciscus idus (L.)—язь

Язь и в Ветлуге и в Вятке в настоящее время является одной из обыкновенных рыб.

Наши материалы также содержат довольно значительное количество остатков этого вида. Многие остатки довольно хорошей сохран-

[1] Определение проверено А. В. Морозовым

ности, так что по одному cleithrum из Одоевского и по одному из Буйского городищ удалось расчислить темп роста этого вида.

Наш материал состоит из следующих остатков из Одоевского городища. Cleithrum dext. et sin.—5 кусков.

Ниже приводим их размеры.

№	1	2	3	4	5
Верхняя часть . .	—	—	3.5	5,3	—
Нижняя часть . .	4,2	4,7	—	—	2,05

Hyomandibulare—1 экземпляр. Размеры—расстояние от сочленовного бугорка для верхнего конца сочленовной поверхности с церебральным черепом 0,9 см, а до нижнего конца кости 2,18 см. Urohyale—1 экземпляр, длина 2,95 см.

Dentes pharyng. от двух рыб (крупных). Размер второго зуба в нижнем ряду 1,25 и 0,75.

Dentale 1—кусок, сильно поврежденный, из Буйского городища.

Cleithrum 1—кусок, размер нижней части 4,4 см.

Остановимся теперь вкратце на размерах тех рыб, остатки которых имеются в нашем распоряжении.

По данным А. А. Световидовой (12) промысловые уловы язя на средней Волге содержат рыб размером от 16 до 35 см. В материале из наших городищ размеры язей колеблются от 17 до 49 см, наибольшее количество падает на размеры от 30 до 40 см (5 штук).

Таким образом, в то время как нижняя граница амплитуды варьирования линейных размеров язя современного и из исследованных городищ почти совпадает, верхняя у язей наших материалов далеко выдвигается вперед, более чем на 10 см превышая данные А. А. Световидовой.

Как мы уже отмечали выше, по двум остаткам cleithrum нам удалось определить возраст и восстановить темп роста 2 экземпляров язя: одного из Одоевского и одного из Буйского городища. Видимость в обоих случаях настолько отчетлива, что сомнений возникнуть не могло. По светложелтому фону резко выделяются темнокоричневые кольца, которые при просматривании на свет оказываются, наоборот, более светлыми. У cleithrum из Буйского городища мы воздержались только от установления границ первого годового кольца, так как оно хотя и было заметно, но точно установить границу было затруднительно.

Ниже мы приводим полученные данные и для сравнения материалы А. А. Световидовой. Из последних мы взяли пробу № 11 как наиболее близко стоящую к нашим данным, и сводные цифры по средней Волге.

Темп роста язя

	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	l
Одоевское	5,5	9,6	12,6	16,2							17 см
Буйское	—	9,2	14,5	18,0	21,0	24,0	26,7	29,0	31,4	33,5	34,5
Проба № 11 . . .	5,2	9,2	14,4	18,6							
Средняя Волга . .	6,1	11,2	15,7	20,0	22,3	25,0	28,9	30,9			

Как видно из приведенной таблицы, язь, ныне живущий в Волге, очень мало отличается по темпу роста от наших экземпляров. Наш язь немного отстает от приведенных средних величин, но вероятно

оба экземпляра укладываются внутри пределов колебаний по каждому году роста.

Abramis brama (L). — лещ

Среди остатков карповых рыб остатки леща в исследованных городищах (Одоевском) занимают основное место. Всего в нашем распоряжении имеется 14 образцов, принадлежащих повидимому 10 особям.

Переходим теперь к краткому обзору найденных костей.

Operculum — 4 экземпляра левой крышечной кости. Два экземпляра сохранились настолько хорошо, что даже возможно определить возраст рыбы, которой указанная кость принадлежала. Две другие крышки более сильно разрушены, сохранилась только верхняя часть и сочленовная поверхность.

Приводим некоторые размеры исследованных крышек.

№	1	2	3	4
Размер от основания сочленовной поверхности до верхнего переднего края (в см)	0,9	0,5	0,95	1,20
От основания сочленовной поверхности до нижнего переднего края (в см)		1,62	3,3	—

Praeoperculum — 2 куска, из которых 1 почти разрушен. Второй имеет ширину на сгибе 1,20 см и размеры горизонтальной части по наружному краю 2,25 см.

Maxillare — 1 экземпляр левой кости 2,7 см длины.

Hyomandibulare — 1 экземпляр, хорошо сохранившийся.

Размеры сочленовной поверхности с церебральным черепом 1,9 см. Расстояние от места причленения operculum до переднего края указанной поверхности 1 см.

Dentes pharyngeales — 1 экземпляр от крупной рыбы. Хорошая сохранность, отсутствует только один зуб.

Cleithrum — 5 экземпляров, более или менее сильно разрушенных.

По одному экземпляру удалось определить возраст рыбы. Ниже приводим их описание и размеры.

1. Верхняя часть cleithrum sinister, сильно поврежденная.
2. Верхняя часть cleithrum sinister, сильно поврежденная.
3. Нижняя часть cleithrum sinister, возраст рыбы 5—6 лет.
4. Нижняя часть cleithrum dexter, сохранность хорошая.
5. Нижняя часть cleithrum dexter, возраст рыбы 3 года.

Размеры

№	1	2	3	4	5
Верхняя часть по наружному краю	5,3	3,5	разр.	разр.	разр.
Нижняя часть по наружному краю	разр.	разр.	3,2	2,53	1,75

Таковы все определенные нами остатки леща, кроме этого имеются повидимому позвонки этого вида, но с достаточной уверенностью мы этого утверждать не можем.

Каковы же размеры тех лещей, остатки которых нами обнаружены и которые очевидно стали когда-то добычей людей, населявших ис-

следованные городища? В результате произведенного сравнения и расчета мы пришли к выводу, что в нашем материале имеются 10 особей следующего размера (1): 46, 36, 26, 31, 21, 43, 39, 49, 42 и 14 см. Как видно, амплитуда чрезвычайно велика—от 14 до 49 см. Средняя длина рыб нашего материала около 35 см (34,7). Но к сожалению одна длина еще не является достаточным показателем для суждения о влиянии промысла на этот вид. Мы знаем, что лещ чрезвычайно резко разнится по темпу роста в различных водоемах. Рыбка в 15 см длины может быть и двух (Каспий) и трех (Псковское озеро) и четырех лет (Норвегия). Поэтому определение возраста леща было для нас чрезвычайно важно. К сожалению тут мы имеем еще более ничтожный материал, чем по размерам этого вида.

В нижеприведенной таблице сведены имеющиеся в нашем распоряжении данные по росту леща Одоевского городища.

Кость, по которой производ. определение	Длина рыбы в см	Возраст	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	l_{11}	l_{12}
Operculum . .	20	5+	4,0	7,7	11,7	15,8	18,4							
Operculum . .	39	12+	—	—	—	15,0	19,9	23,5	27,0	30,0	32,5	34,0	36,5	37,6
Cleithrum . . .	14,3	4+	—	5,8	10,0	13,2								
В среднем . .			4,0	6,75	10,8	14,5	19,2							

К сожалению у второго из трех экземпляров размеры первого года установить не удалось (не ясны границы кольца), так что первый год роста определен нами всего лишь на основании одного экземпляра.

Данных по темпу роста леща из Ветлуги в литературе нет. Из близких районов имеются данные из Вятки (Лукаш), из Камы (Меньшиков, Лукин) и Белой (Лукин). Сравнение с некоторыми из приведенных данных показывает довольно сходную картину роста.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Одоевское городище	4,0	6,8	10,8	14,5	19,2	23,5	27,0	30,0	32,5	34,0	36,5	37,6
Белая (9)	3,8	8,0	12,9	17,5	21,4	25,0	27,5	29,8	32,7	34,1	—	—
Кама	4,0	7,9	12,9	17,0	21,2	24,3	27,3	30,1	31,8	34,1	—	—
Мал. Иргиз . . .	6,0	10,4	15,7	20,6	24,3	27,9	28,4	31,4	34,5	—	—	—
Черная Золотое (12)	7,3	13,2	19,2	24,3	28,2	31,3	33,9	35,7	37,5	39,2	40,6	41,3

Как видно из приведенных цифр, лещ из Одоевского городища стоит чрезвычайно близко к лещам из Камы и Белой и если отстает от них на отдельных годах, то лишь очень немного. Исходя из данных темпа роста, мы попытались восстановить возраст лещей, ловимых человеком Одоевского городища.

Приблизительно средний возраст одоевского леща, вычисленный таким образом, равен 12 годам с амплитудой от 4 до 30 (?!) лет. Таким образом и у леща мы наблюдаем в уловах обитателей Одоевского городища преобладание рыб старших возрастов.

Carassius sp.—карась

Последний представитель карповых, остатки которого были нами обнаружены в исследованном материале, — это карась. К какому виду относятся найденные объекты, мы определить не имели возможности.

Всего в нашем распоряжении имеется лишь два куска operculum из Одоевского городища, принадлежащие повидимому одному экземпляру около 15—18 см длины и возрастом 4—5 лет. Нахождение карася в нашем материале представляет интерес в том отношении, что оно указывает на то, что рыболовство во время производилось не только на реке, но и на многочисленных озерах поймы, в которых только и держится карась, отсутствующий в русле.

Сем. Siluridae — сомовые
Silurus glanis — сом

Остатки этого вида имеются в нашем материале из всех городищ кроме Буйского и некоторые кости достигают значительной величины. Всего в нашем материале имеется из Одоевского городища 42 остатка, из Богородского—7 и из Чертова—1. Эти остатки следующие:

Cleithrum — 3 экземпляра из Одоевского городища. Два более или менее хорошо сохранились, третий разрушен.

На первых двух костях удалось произвести некоторые промеры, третью промерить не удалось, так как от нее сохранился лишь небольшой обломок.

Размеры cleithrum (в см)

	1	2
Ширина у сгиба	2,4	4,28
Размер сочленовной ямки	2,0	3,46

Vetebrae. В нашем материале имеется довольно значительное количество позвонков этого вида из Одоевского и Богородского городищ.

Ниже приводим диаметры некоторых из них и приблизительное число годовых колец.

Одоевское городище

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Диаметр . . .	1,6	1,6	2,2	2,8	2,0	2,2	3,0	1,8	2,9
Число колец . .	8	8—9	11—12	20	10	12	15	11	15

Богородское городище

№	1	2	3
Диаметр . . .	2,3	2,4	1,95
Число колец .	11—12	—	10

Lamina perforata — 1 штука. Размер отверстия 1,5 см.

Marginalia — всего в нашем распоряжении имеется двенадцать лучей грудного плавника из Одоевского и один луч из Чертова городищ. Ниже приводим некоторые размеры.

	Одоевское городище											Чертов городище	
№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Ширина основания	3,45	2,9	2,7	2,5	2,7	2,1	2,6	3,0	3,3	3,7	2,7	—	3,4
Длина сочленовной поверхности . . .	2,1	1,8	1,7	1,4	1,75	1,4	15,7	1,8	2,0	2,5	1,7	1,5	2,1
Длина луча . . .	8,97	—	—	—	7,7	—	—	—	—	—	—	—	—
Предп. длина рыбы (в см)	120	110	105	90	105	80	95	112	125	140	100	97	130

Operculum — 1 экземпляр от небольшого сома.
Dentale — 3 куска от крупных сомов.
Articulare — 2 штуки.
Hyomandibulare — 3 сильно поврежденных куска.
Posttemporale — 3 экземпляра от крупных сомов.
Epihyale sinister — 1 экземпляр.
Urohyale — 1 экземпляр.
Etmoideum — кусок кости от крупного сома.

Кроме перечисленных костей в нашем материале имеется ряд остатков, несомненно принадлежащих Silurus glanis, но настолько поврежденных, что определить точно, к какой кости они принадлежат, мы не имели возможности.

Рис. 3. Остатки сома. Siluris glanis L. Knochenreste von Siluris glanis L.

Как видно из приведенного списка, кости сома представлены в нашем материале в очень значительном количестве. Размеры рыб, определенные преимущественно по костному лучу грудного плавника, колеблются от 80 до 140 см.

К сожалению определить возраст по костному лучу не представлялось возможным вследствие того, что луч от долгого лежания в земле сильно разрушился и при распилке крошился и шлиф сделать не удавалось.

Размеры рыб мы вычислили исходя из того, что у сома размер основания луча составляет в среднем 2,66 от длины до основания средних лучей хв. плав. (определено по 10 экз.), а размеры сочленовной поверхности—1,6%.

В настоящее время сом распространен в исследуемом районе также весьма широко, но в Ветлуге стал реже вследствие некоторого обмеления последней.

Сем. Esocidae — щуковые

Esox lucius L. — щука

В настоящее время щука в Ветлуге обыкновенна. В нашем материале также представлена значительным количеством остатков. Ниже приводим список найденных костей. Остатки щуки имеются из трех городищ: Одоевского, Буйского и Чертова.

Cleithrum — всего в нашем распоряжении имеется десять костей из Одоевского и четыре из Чертова городищ. Ниже приводим некоторые размеры.

Одоевское городище

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Расстояние от верхнего конца до сгиба по внутренней стороне	2,5	2,5	1,5	2,2	1,45	—	1,85	1,40	1,50
Ширина на сгибе . .	1,3	—	0,7	—	0,7	1,05	0,95	—	—
Приблизительная длина рыбы (см) . .	65	64	37	55	36,5	55	48	40	38

Чертово городище

№	1	2	3	4
Расстояние от верхнего конца до сгиба по внутренней стороне	1,3	1,3	2,8	1,05
Ширина на сгибе . .	0,6	0,6	1,5	0,5
Приблизительный размер рыбы (см) .	33	33	70	27

Из костей челюстного аппарата в нашем материале наиболее часто встречались dentale и реже articulare. Всего в нашем распоряжении имелось 17 dentale из Одоевского и 1 из Буйского городищ. К сожалению все они были настолько повреждены, что восстановить по ним размер рыб не представлялось возможным. Articulare, которых в нашем материале было три экземпляра, сохранились несколько лучше, так что удалось произвести некоторые измерения.

№	1	2	3
Поперечный размер сочленовной поверхности	0,5	0,6	0,5
Наибольшая высота кости	—	—	1,8

Quadratum. В нашем материале имеются две кости от крупных экземпляров. Кроме перечисленных костей в нашем материале есть несколько обломков parasphenoideum из Одоевского городища и кусок птеригоида из Чертова.

Остановимся теперь вкратце на размерах тех щук, которых добывал человек Одоевского городища. Размеры рыб мы восстановили по cleithrum, приняв на основании современных экземпляров, что расстояние от верхнего конца до сгиба по внутренней стороне равно 3,95% от длины тела бесхвостового плавника, а ширина на сгибе 1,9%.

Пользуясь этими данными, мы произвели пересчет и получили для нашего материала те цифры, которые приводили выше. Конечно эти цифры приблизительны, так как очень часто по обоим показа-

телям получались хотя и близкие, но не тождественные величины. В таком случае мы брали среднюю величину.

Таким образом в нашем материале имеются рыбы от 36,5 до 65 см (приблизительно), в среднем—48,6 см. К сожалению по исследованному району не имеется данных о размерах промышляемой щуки. Для среднего течения Волги обычный средний размер промысловых уловов щуки около 40—42 см.

PERCIDAE—ОКУНЕВЫЕ

Lucioperca lucioperca (L.)—судак

Судак и в настоящее время в Ветлуге встречается довольно часто, являясь по Л. С. Бергу (4) одной из важнейших промысловых рыб района. Наши материалы по судаку к сожалению не очень богаты. Они состоят из следующих костей.

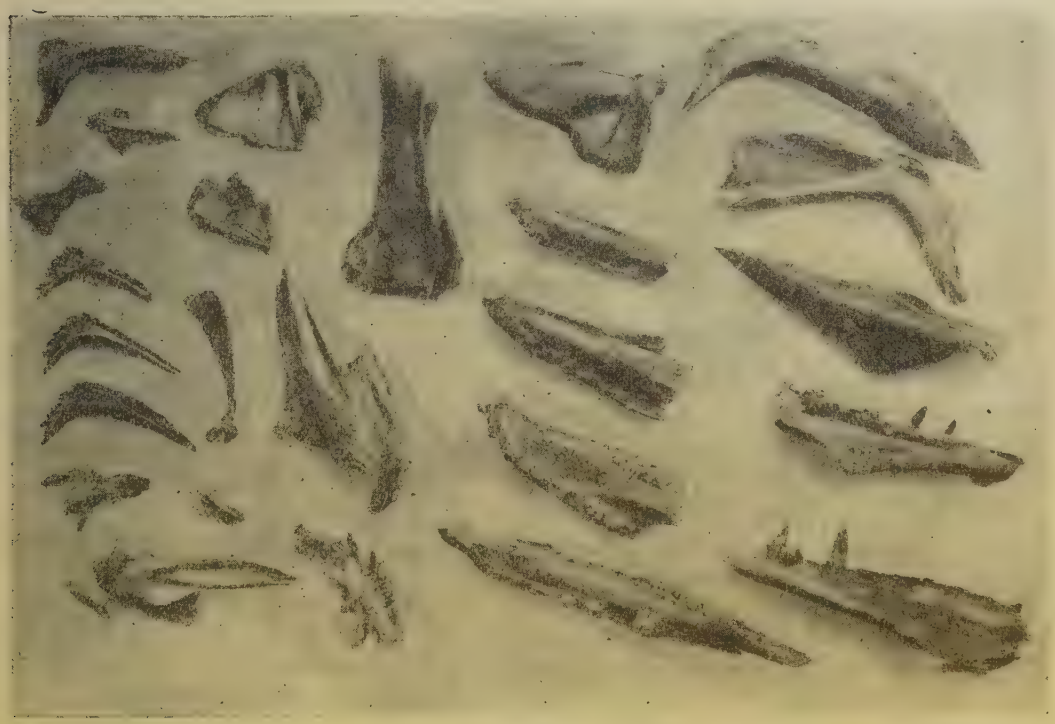


Рис. 4. Остатки щуки, окуня и судака. Knochenreste von Hecht, Barsch und Zander

Articulare dexter.—1 экземпляр, длина 5,2 см, расстояние от сочленовной поверхности до верхнего края 1,9 см.

Praeoperculum—3 экземпляра. Размеры их приводим ниже.

№	Расстояние от верхнего края до сгиба по наружной стороне	Расстояние от нижнего края до сгиба	Ширина на сгибе	Приблизительный размер рыбы в см
1	2,5	1,6	0,8	30
2	—	—	0,7	28
3	—	—	1,7	60

Palatinum—2 экземпляра, оба сильно повреждены. Повидимому от рыб 40—45 см.

Ceratohyale—1 экземпляр, длина 4,5 см от рыбы около 50 см длины.

Cleithrum—1 кусок от рыбы размером около 30 см. возраст рыбы 4—5 лет.

Perca fluviatilis L. — окунь

В настоящее время окунь в изобилии встречается в исследуемом районе. В промысле хотя количественно не имеет большого значения, но весьма ценится и идет по данным Л. С. Берга в одной рубрике с судаком и лещом.

Наш материал по окуню исследованного района, собранный в городищах Одоевском и Чертовом, довольно значителен.

Ниже приводим список исследованных костей.

Одоевское городище

Cleithrum—1 экземпляр, размеры: расстояние от верхнего края до сгиба по наружной стороне 1,8, от нижнего края—3,1 см.

Basipterygium брюшного плавника — длина 2,15 см.

Praeoperculum—4 куска, из них 2 сильно повреждены. Размеры 2 других приводим ниже.

Расстояние от верхнего конца до сгиба	Расстояние от нижнего конца до сгиба	Ширина на сгибе
3,0	1,7	0,8
2,1	1,45	0,7

Operculum—4 экземпляра. Приводим размеры.

№	1	2	3	4
Расстояние от сочленовной поверхности до нижнего края	2,0	1,7	1,7	1,45
Расстояние от сочленовной поверхности до верхнего края	2,1	1,68	—	1,40
Возраст рыбы	—	5	5	4
Размеры в см	20	17	17	15

Кости челюстного аппарата

Dentale—2 куска.

Articulare—4 экземпляра хорошей сохранности. Размеры указанных костей следующие:

№	1	2	3	4
Расстояние от сочленовного бугорка до верхнего края	0,60	1,35	1,10	0,9
Наибольшая длина	1,75	3,35	2,60	1,9

Maxillare—1 экземпляр от рыбы девятилетнего возраста.

Quadratum от двух рыб.

Ceratohyale—2 экземпляра длиной 1,42 и 0,6 см.

Operculum—2 экземпляра. Оба экземпляра настолько хорошо сохранились, что, пользуясь ими, мы попытались и для этого вида восстановить хотя бы приблизительно темп роста.

№	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5
1	5,0	7,0	10,0	12,8	14,3
2	6,3	11,4	15,0	17,0	

Чем объясняется эта разница, мы сейчас ответить не можем, но возможно, что в нашем материале имеются или особи различного пола или попались крайние варианты ряда. Средний размер окуней, добываемых жителями Одоевского городища, около 20 см. Размеры колеблются от 8,5 до 31 см.

Acerina cernua L.—ерш

В нашем материале имеется всего лишь один кусок praeoperculum этого вида (от небольшого экземпляра). Повидимому ерш у жителей Одоевского городища, как и в настоящее время, не играл существенной роли в промысле.

На этом мы заканчиваем список собранных видов.

Если сравнить наш список и список рыб, населяющих в настоящее время Ветлугу (3), то оказывается, как мы это уже отмечали, что в нашем материале новой для Ветлуги является Stenodus leucichtys, которая раньше заходила в эту реку, сейчас же там не встречается. По данным А. Н. Державина, полученным на основании изучения архивных материалов (списки товаров, поступавших на царский стол времен Алексея Михайловича, Софии и Петра), белорыбица, так же как и каспийский лосось, имела раньше в Волге более широкое распространение и ловилась в значительном количестве. Уменьшение этих видов автор объясняет также не только промыслом, но главным образом нарушением нормальных условий нереста. В связи с этим при изменении режима бассейна Волги, вызванном сооружением плотины Волгостроя, возникает вопрос о возможности не только сохранения поголовья стада (17) этих видов, но может быть и доведения его до прежнего состояния путем охраны нерестилищ и улучшения к ним доступа.

Исследованное время является повидимому тем периодом, когда впервые на изучаемом крае начала более или менее сильно отражаться культура человека, так что повидимому наши материалы относятся к времени, когда ихтиофауна Ветлуги была еще совершенно девственна. Влияние на ихтиофауну человека шло видимо следующими путями. Как это отмечает проф. В. Матренинский, сначала леса уничтожались пожарами, а затем постепенно вытеснение лесов продолжила агрикультура. Уничтожение лесов вызвало обмеление рек и этот фактор видимо и прекратил доступ для ряда видов в Ветлугу. С другой стороны, уничтожение леса повело за собой повидимому повышение продуктивности реки, а промысел к тому же разредил рыбное население. Это было причиной тому, что темп роста рыб несколько ускорился, а также под влиянием промысла понизился средний размер промышляемых видов.

Заканчивая статью, автор считает приятным долгом принести искреннюю благодарность М. В. Воеводскому за предоставление материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бадер и Воеводский, Городища Поветлужья (рукопись).—2. Бенинг А. Л., О плодовитости стерляди, Работы зоолог. кабинета Ин-та сельского хозяйства и мелиорации в Саратове, 1927.—3. Б рг Л. С., Рыболовство в IV смотрительском районе Г.У.З. и З в. 4, 1906., .-Петербург.—4. Он же, Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Ленинград, 1932.—5. Варпаховский Н., Очерк ихтиологической фауны Казанской губ., прилож. к II т. Записок Имп. акад. наук за 1886 г.—6. Жуков Б. С., Очерк трехлетних работ Антропологической комплексной экспедиции по ЦПО (1925—1927), Известия ассоциации н.-иссл. ин-тов при Моск. университете, т. I, в. 1—2, 1928.—7. Иностранцев А. А., Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера, С.-Петербург, 1882.—8. Лукаш Б. С., Рыбы бассейна р. Вятки выше города Слободского, Труды Вятского научно-исслед. ин-та краеведения, т. I, Вятка, 1925.—9. Лукин А. В., Возраст и темп роста леща из рек Камы и Белой в пределах Татарской республики, Труды Татарск. рыбхоз. станции, в. I, 1933.—10. Матренинский В. В., Леса Кологривского уезда, Труды Костромского научного о-ва, в. VI.—11. Меньшиков М. И., Рыбы р. Камы и ее

долины в окрестностях г. Перми, Изв. Биологическ. научно-исслед. ин-та при Пермском университете, т. VI, в. 8, 1929, Пермь.—12. Монастырский Г. Н. (под редакцией). Рыболовство р. Волги в районе Ульяновск—Сталинград (по материалам Волжской экспедиции 1930 г.), 1931 (рукопись).—13. Рузский, Бассейн Свияги и его рыбы, Труды Казанск. о-ва естествоиспытателей, т. XVII, в. 4, 1887.—14. Rütimeyer, Die Fauna der Pfalbauten der Schweiz. Basel, 1861.—15. Самарин, Коллекции рыб р. Камы, За иски Уральского о-ва любителей естество нания, XXV, 1895.—16. Tichij M., Fische aus dem Palaolithikum der Krim., Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, № 1, 1929.—17. Формозов А. Н., Основные черты фауны позвоночных Нижегородской губ., Материалы по изучению флоры и фауны Центр.-пром. области, Москва, 1927.—18. Тихий и Логашев, Рыбное хозяйство Волги и Волгострой, Изв. Ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XVII, 1933, Ленинград.—19. Чиркин И. Н., Леса и лесное хозяйство Ветлужского уезда, Нижний-Новгород, 1929.

MATERIALIEN ZUR KENTNISS DER JCHTHYOFAUNA DER BURGEN AN DER WETLUGA UND WIATKA

von G. W. Nikolsky (Moskau)

Zusammenfassung

Die in dieser Arbeit beschriebenen Materialien gehören einer Zeit an, die ungefähr zweitausend Jahre zurückliegt. Sie sind in den Burgen an der Wetluga (Burgen Bogorodskoje, Tschertowo und Odojewskoe) und am Buj, Nebenfluss der Wiatka (Burg Bu skoe) gesammelt worden (Anthropologische Expedition 1925—1927) und enthalten ungefähr 200 Stück Fischknochenreste, welche 12 Arten angehören und zwar: Acipenser güldenstädti Bt., A. ruthenus L, Stenodus leucicichtys (Güld.), Leuciscus cephalus (L.) (?), L. idus (L.), Abramis brama (L.), Carassius sp., Silurus glanis (L.), Esox lucius L. Lucioperca-lucioperca (L.), Perca fluviatilis L., Acerina cernua (L.). Es ist bemerkenswert, dass der in der Odojewskoje Burg gefundene Stenodus leucichthys (Güld.) jetzt nicht mehr in der Wetluga vorkommt.

Da während der vergangenen Periode keine erheblichen Veränderungen in den geographischen Verhältnissen vorgekommen sind, können alle Veränderungen in der Ichthyofauna im Ganzen und in der Biologie der einzelnen Vertreter mit grösserer Wahrscheinlichkeit auf den direkten oder indirekten Einfluss des Menschen zurückgeführt werden. Die Vernichtung der Wälder verursachte eine Versandung der Flüsse, daher kommt eine Reine von Fischarten in dem untersuchten Flusse nicht mehr vor.

Die Intensifikation des Fischfanges hatte eine Abnahme der mittleren Grösse der gefangenen Fische, die Abnahme der Fischmenge eine Beschleunigung des Wachstempos zur Folge.

Offenbar bildeten die Hauptfangobjekte der Einwohner der Burgen Odojewskoe und anderer Burgen folgende Arten: Acipenser ruthenus L., Silurus glanis L., Esox lucius L., Perca fluviatilis L., ferner in geringerer Menge: Leuciscus idus (L.), Abramis brama (L.) und Lucioperca (L.). Die übrigen Arten sind vermutlich Zufallsfängen zu zuschreiben.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1

„АНАБИОЗ“ У ЖИВОТНЫХ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ НИЖЕ 0°

2. УСЛОВИЯ ПЕРЕОХЛАЖДЕНИЯ ОРГАНИЗМА ЖИВОТНЫХ[1]

Н. И. Калабухов

(Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ)

I. ВВЕДЕНИЕ

Изучение изменений, происходящих в организме животных при охлаждении их до температуры ниже 0°, было начато сравнительно давно. Но точное представление об явлениях, происходящих в их организме, было получено лишь тогда, когда был применен метод, позволявший измерять температуру их тела при охлаждении и замораживании.

Почти одновременно Кодис (16, 17) и Бахметьев (1, 3, 4) применили этот метод и установили, что образование льда в организме не происходит сразу, а наступает обычно после предварительного переохлаждения жидкостей в их теле, иногда до — 9—10°. Наступающее вслед за переохлаждением образование льда сопровождается выделением скрытой теплоты плавления, вследствие чего температура тела животных повышается до температуры замерзания жидкостей (от — 0,8 до — 1,2°) — происходит так называемый „температурный скачок“.

Явления переохлаждения у животных, растений и отдельных клеток наблюдали в дальнейшем другие авторы: Максимов (1913, 20), Найт (Knight, 1922, 15), Камерон (Cameron, 1930, 6), Робинсон (Robinson, 1927, 24, 25, 26), Вейгман (Weigmann, 1929, 29, 30, 31), Лозина-Лозинский (1933, 18).

Автор настоящей статьи также изучал явления переохлаждения и замерзания у ряда объектов (12, 13, 14, 14а).

Было установлено, что при охлаждении ниже 0° возможны два пути образования льда в теле животных: 1) замерзание после предварительного переохлаждения жидкостей в теле животных до температуры от —3,0 до —17° и 2) замерзание жидкостей без предварительного переохлаждения.

В зависимости от способа образования льда резко изменяется вероятность выживания животных при температуре ниже 0°.

Было установлено, что взгляд Бахметьева (3, 4) о возможности оживания животных при замерзании после переохлаждения ошибочен.

---

[1] 1-е сообщение. „Действие низких температур на летучих мышей (Chiropteras)“ Напечатано в Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., 1933, № 2, отд. Биологический.

При образовании льда этим путем животные умирают уже через несколько минут после скачка в состоянии частичного замерзания (12, 13, 14). Если же замерзание жидкостей в организме происходит без предварительного переохлаждения, постепенно с периферии их тела, животные (взрослые летучие мыши, жабы, черепахи и рыбы) (13, 14) оживали до тех пор, пока образующийся лед не проникал во внутренние органы (легкие, сердце, центральная нервная система).

Этот вывод был подтвержден недавно Бородиным (5), опубликовавшим в 1934 г. описания большого количества опытов по замораживанию рыб разных видов. Не получив в своих опытах явления переохлаждения, Бородин установил, что после того как образующийся с периферии тела рыбы лед кристаллизуется в значительном количестве (после того как рыба затвердеет), животные всегда погибают. Таким образом ему удалось поддерживать живыми замерзающих рыб всего лишь в течение 45—75 минут (Бородин, 5).

Если образование льда всегда вызывает гибель насекомых и позвоночных, то пребывание их в состоянии переохлаждения при температуре тела от —3 до —17,1° в большинстве случаев сопровождалось их оживанием (12, 13, 14). При этом было установлено, что если животные оживали после пребывания в состоянии переохлаждения в течение периода от 2 (летучие мыши) до 48 часов (насекомые), то образование льда в теле после „скачка" убивало их уже через несколько минут (12, 13, 14). При замораживании без переохлаждения гибель также наступает обычно через 60—80 минут; в случаях медленного промерзания — через 120 — 160 минут (жабы—14).

Таким образом следовало притти к выводу о том, что длительное переживание организма при температуре ниже 0° возможно лишь в состоянии переохлаждения.

В связи с этим было необходимо выяснить, какие условия необходимы для получения явления переохлаждения.

Уже Кодис (16, 17) установил, что переохлаждение организма может происходить не всегда, он утверждал, что животные могут начать замерзать при любой температуре, более низкой, чем температура замерзания жидкостей их тела. В наших опытах с черепахами, жабами и рыбами удалось установить, что действительно замерзание может начинаться при самых различных температурах. В опытах с летучими мышами переохлаждение удавалось получать лишь у новорожденных зверьков, в то время как взрослые летучие мыши начинали замерзать без предварительного переохлаждения. Точно так же замерзают без предварительного переохлаждения рыбы и земноводные. В то же время у ряда объектов (насекомые—Бахметьев, 1, 3, Найн, 15, Робинсон, 24, 25, 26, Калабухов, 12, 14, Лозина-Лозинский, 18; ящерицы—Вейгман, 29, 30; новорожденные летучие мыши, белые мыши—Калабухов, 13, 14) переохлаждение происходит почти всегда.

Не менее интересным является изучение условий получения длительного переохлаждения. В опытах большинства предыдущих авторов полученное ими состояние за переохлаждением сопровождалось через несколько минут замерзанием жидкостей (Бахметьев, 2, 3, 4, Найт, 15, Робинсон, 24, 25, 26).

Лишь Вейгману (30) удалось поддерживать это состояние у ящериц в течение 5 час. В наших опытах удалось поддерживать состояние переохлаждения в течение периода до 30—48 час. При этом удалось точно установить, какие условия определяют возможность и определенную длительность состояния переохлаждения. Результаты изучения этих условий изложены в настоящей статье.

II. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧИЙ В ТЕПЛООТДАЧЕ У РАЗЛИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА ХОД ПЕРЕОХЛАЖДЕНИЯ И ЗАМЕРЗАНИЯ

Уже выше было отмечено, что разнообразный живой материал, прошедший через опыты, обладал различной способностью к переохлаждению.

Прежде всего резко отличались от всех других видов рыбы и земноводные, которые обычно замерзали без предварительного переохлаждения, и только в определенных условиях удавалось получить у

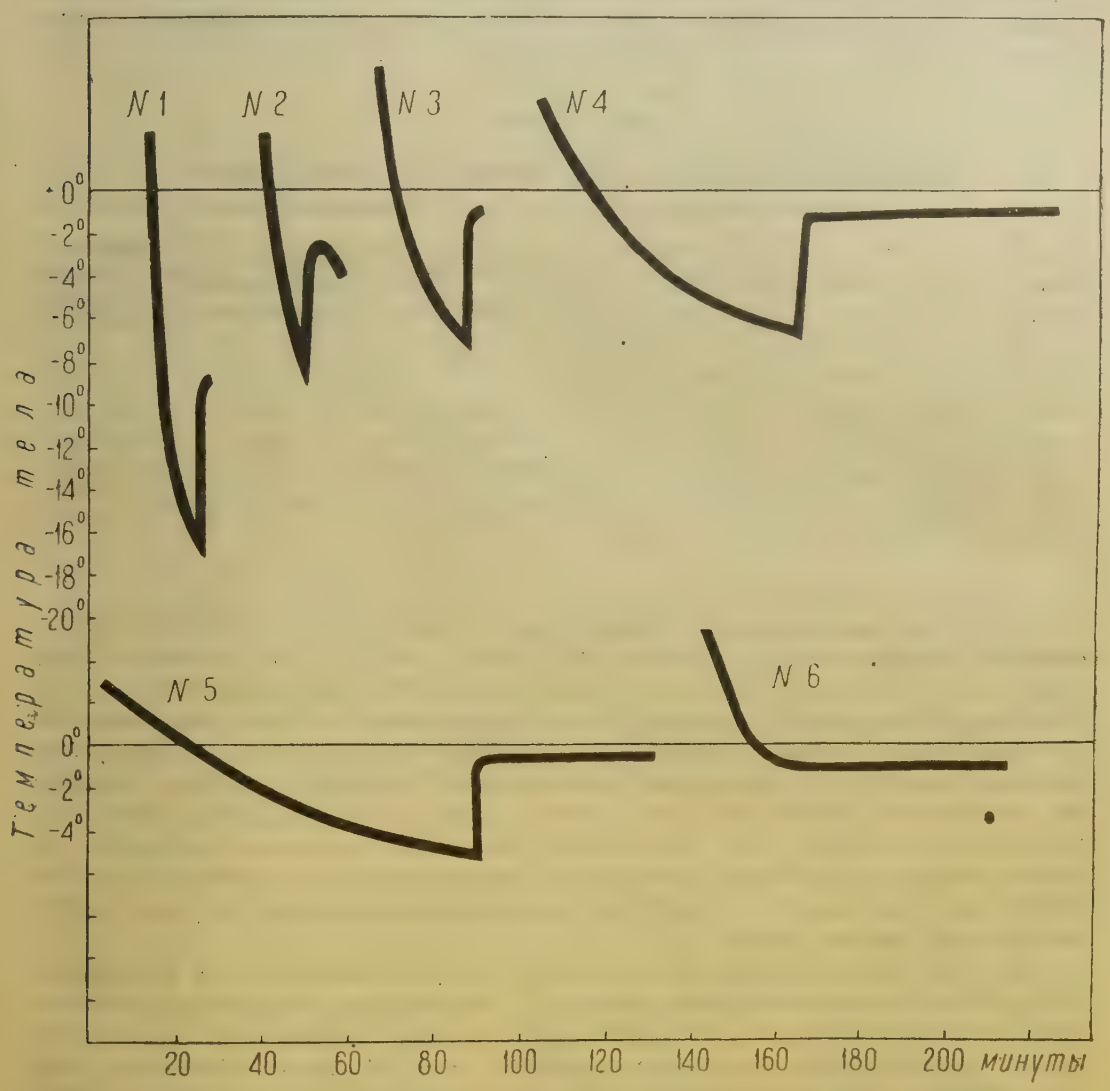


Рис. 1. Изменение температуры тела при охлаждении животных разных видов и возраста. № 1—личинка tenebrio; № 2—пчела; № 3—новорожденная летучая мышь (Nyctalus); № 4 — белая мышь; № 5—черепаха — testudo horsfield; № 6 — взрослая летучая мышь Nyctalus

них на короткое время незначительное (на 1—2°) переохлаждение (Калабухов, 14, Калабухов и Никольский, 14а). Если учесть, что эти животные не были способны к переохлаждению потому, что их кожа всегда оставалась влажной и образовавшиеся на ней кристаллики льда индуцировали замерзание жидкостей во всем организме, то казалось совершенно непонятным различие в способности к переохлаждению у насекомых, пресмыкающихся и млекопитающих. Так напри-

мер у насекомых (12, 14) при температуре охлаждения от —5 до —20° всегда наблюдалось переохлаждение. Точно так же оно имело место в этих условиях у летучих мышей в возрасте 1—10 дней, еще не покрытых шерстью (13), у новорожденных и взрослых белых мышей (14). В опытах с черепахами переохлаждение наблюдалось в большинстве случаев, хотя в некоторых опытах образование льда начиналось без предварительного переохлаждения (14). Наконец в опытах со взрослыми летучими мышами переохлаждение не было получено ни в одном опыте (13).

Минимальная температура тела при переохлаждении, т. е. „критическая точка", изменялась в этих опытах следующим образом (табл. и рис. 1).

Таблица 1

Минимальная температура тела животных при переохлаждении

№ по пор.	Вид	Возраст или стадия	Число исследованных животных	Минимальная температура переохлаждения
1	Tenebrio molitor L.	Личинки	39	—17,1°
2	Apis mellifera L.	Imago	22	— 9,2°
3	Nyctalus noctula Schr.	Новорожденные	17	— 7,45°
4	Testudo horsfieldi Gray	3—4 года	10	— 5,3°
5	Nyctalus noctula Schr.	Взрослые	13	— 0,8°[1]

Исходя из данных, собранных при изучении холодостойкости растений [Максимов—20, Гертнер (Görtner) — 8, 9] и насекомых [Бахметьев—1, 3) Пэйн (Payne)—21, 22, Робинсон—24, 25, 26, Сахаров—27, Шибата (Shibata)—28], можно было предположить, что это различие в способности к переохлаждению связано в основном с различием в содержании воды („соковый коефициент" по Бахметьеву), в степени ее связанности колоидами, и в концентрации сахара, солей, белков и жира в жидкостях тела животных различных видов. Но первые же исследования, произведенные в этом направлении, показали, что установленные различия в способности к переохлаждению не могут быть объяснены таким путем.

Прежде всего мы сравнили общее содержание воды в организме у нескольких из изученных форм. У насекомых содержание воды в теле определялось взвешиванием в весовых стаканчиках и последующим высушиванием при температуре +100° до постоянного веса, у млекопитающих—взвешиванием тела, последующим измельчением его на кусочки объемом 1—2 мм³ и высушиванием до постоянного веса. У млекопитающих также определялось содержание воды в крови обычным методом (взвешиванием и высушиванием крови, взятой на фильтровальную бумагу).

Одновременно у насекомых определялось содержание жира, играющего по Сахарову (27) большую роль в их холодостойкости. Жир экстрагировался аппаратом Сокслета (малая модель).

Полученные данные сведены в табл. 2.

[1] Так как у взрослых летучих мышей образование льда начиналось без переохлаждения, то за минимальную температуру переохлаждения взята температура замерзания.

Таблица 2

Содержание воды и жира в теле и крови животных

№ по пор.	Вид	Возрастные стадии	Что исследовалось	Число исслед. животных	Содержание воды в %	Сухого вещества в %	Содержание жира	
							в % веса тела	в % сухого вещества
1	Tenebrio molitor L. . .	Личинка	Тело	25	60,15	39,85	12,01	30,13
2	Apis mellifera L.	Imago	„	29	73,3	26,70	1,74	6,52
3	Nyctalus noctula Schr. .	Новорожденные	Кровь	3	76,9	23,1	—	—
4	„ „ „ .	„	Тело	3	77,5	22,5	—	—
5	„ „ „ .	Взрослые	Кровь	3	75,7	24,3	—	—
6	„ „ „ .	„	Тело	1	67,3	32,7	—	—

Уже простое сравнение этих показателей говорит о том, что если можно объяснить большую холодостойкость личинок Tenebrio по сравнению с пчелами большим содержанием сухого вещества и жира в их теле и объяснить этим же различие в способности к переохлаждению у насекомых и млекопитающих, то остается непонятным резкое отличие в способности к переохлаждению у взрослых и новорожденных летучих мышей. Более того у молодых летучих мышей содержание воды в крови и теле даже несколько выше, чем у взрослых, и тем не менее они обладают способностью к переохлаждению, в то время как в теле взрослых животных кристаллизация льда начиналась без переохлаждения.

Не исключая возможного объяснения этих различий изменениями в соотношении свободной и связанной колоидами воды у летучих мышей по возрасту, мы тем не менее попытались разрешить этот вопрос на иных путях. В основу этих исследований был положен факт резкого различия в способности к охлаждению у новорожденных и взрослых млекопитающих, установленный в нашем случае для летучих мышей. Было предположено, что это различие в способности к переохлаждению связано с различием в теплоотдаче у различных видов животных.

На самом деле, если мы пересмотрим табл. 1, мы убедимся, что вероятность и степень переохлаждения резко убывают от насекомых к взрослым млекопитающим. Характерно, что новорожденные млекопитающие (белые мыши и Nyctalus noctula) переохлаждаются так же легко, как и пресмыкающиеся. Точно так же взрослые белые мыши, умиравшие при температуре от +15 до +20° и охлаждавшиеся в дальнейшем уже мертвыми, т. е. с нарушенной терморегуляцией, легко переохлаждались до температуры —7° (14).

Из моментов, определяющих величину потери тепла животного (т. е. скорость его охлаждения), основным является соотношение между поверхностью тела, с которой происходит теплоотдача, и объемом (массой) тела [см. например Пренголовиц (Prenglowitz), 23]. Это соотношение между поверхностью и объемом тела зависит прежде всего от величины тела животных. Известно, что у мелких животных отношение поверхности тела к его объему выше, чем у крупных форм (так например у шара, поверхность которого возрастает пропорционально квадрату радиуса, а объем пропорционально кубу, отношение поверхности к объему выражается отношением $\frac{4\pi R^2}{\frac{4}{3}\pi R^3}$ или

после сокращений в числителе и знаменателе $= \frac{3}{R}$. Следовательно по мере увеличения радиуса отношение будет все уменьшаться.

Опыты по переохлаждению велись с объектами самых разных размеров: личинки Anobium domesticum (вес от 0,006 до 0,010 г), шмели осы, пчелы и личинки Tenebrio (вес от 0,09 до 0,15 г)—новорожденные млекопитающие (вес от 2 до 7 г), взрослые млекопитающие (вес от 15 до 37 г) и наконец черепахи (вес от 48 до 150 г)

Различное отношение поверхности к объему (массе) тела определяется не только размером, но и формой тела. Так например у цилиндра и шара, имеющих одинаковый объем, отношение поверхности к объему различно: у цилиндра на каждую единицу объема будет приходиться большая поверхность, чем у шара.

Учитывая это различие в теплоотдаче в зависимости от размеров формы тела, мы произвели определение истинных величин поверх-

Таблица 3

Отношение поверхности тела к его объему у животных (S/V)

№ по пор.	Вид животного	Возраст или стадия	Вес тела	S—поверхность тела в см²	V—объем тела в см³	S/V
1	Мучной жук — Tenebrio molitor L.	Личинка	0,11	1,59	0,14	11,35
2	Пчела—Apis mellifera L.	Imago	0,09	1,63	0,18	9,05
3	Летучая мышь — Nyctalus	Новорожденная	5,00	11,00	3,80	2,89
4	Летучая мышь—Nyctalus .	Взрослая	35,00	40,20	27,00	1,48
5	Черепаха — Testudo horsfieldi Gray	3—4 г	71,50	96,50	75,50	1,27

ности и объема для некоторых из изученных объектов. Определение объема производилось вытеснением воды в мензурке (для крупных) или в бюретке (для мелких объектов). Поверхность тела для личинок жуков определялась по формуле цилиндра ($2\pi R \cdot L + 2\pi R^2$), для пчел—по формуле эллипсоида вращения ($4\pi ab$).

Поверхность тела летучих мышей определялась измерением снятой кожи на миллиметровой бумаге. Поверхность тела черепах определялась изготовлением тонкой пластелиновой пленки, покрывавшей их тело, и последующим измерением ее площади на миллиметровой бумаге.

Все эти определения без сомнения были очень приближенными, так как во всех случаях не учитывалась поверхность конечностей. Тем не менее полученные данные оказались весьма интересными.

Данные табл. 3 говорят о том, что поверхность теплоотдачи и следовательно скорость охлаждения у мелких объектов во много раз больше, чем у крупных. В частности у взрослых летучих мышей удельная поверхность $\left(\frac{S}{V}\right)$ в 2 раза меньше, чем у новорожденных (1,48 вместо 2,89), вследствие чего и скорость охлаждения взрослых Nyctalus noctula при одной и той же температуре должна быть в 2 раза меньшей, чем у молодых.

Необходимо указать, что порядок распределения материала в таблице не совсем отражает истинные отношения, в частности охлаждение взрослых летучих мышей на самом деле идет значительно мед-

леннее, чем у черепах, так как низкая теплопроводность меха определяет наиболее замедленное охлаждение именно у взрослых Nyctalus noctula. Присутствие слоя меха кроме того значительно уменьшает отношение поверхности к объему, так как теплоотдача происходит уже не с поверхности кожи, а с поверхности шерстяного покрова, увеличивающего объем летучей мыши, точно так же, как слой перьев увеличивает объем тела птиц и уменьшает у них отношение $\frac{S}{V}$ (см. Пренгловиц, 23). Сопоставление всех этих данных позволяет утверждать, что чем меньше скорость отдачи тепла поверхностью тела животного, тем труднее получить переохлаждение жидкостей в его организме и тем менее значительным будет это переохлаждение, т. е. тем выше будет лежать „критическая точка".

Каков механизм влияния скорости теплоотдачи на ход переохлаждения?

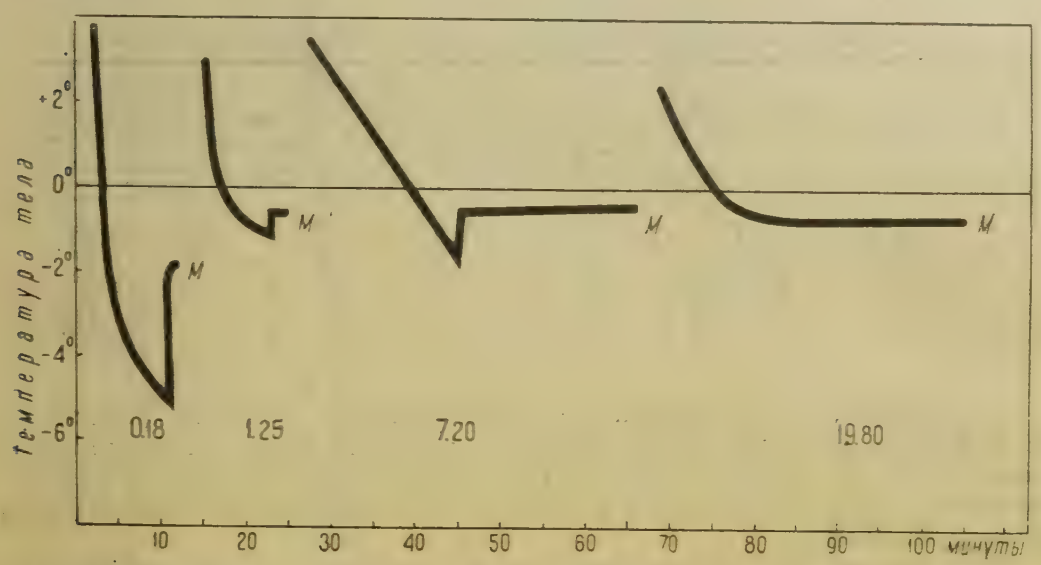


Рис. 2. Изменение температуры тела при замерзании у карасей разных размеров (цифры под кривыми—вес тела в граммах)

Одним из основных условий переохлаждения жидкостей является равномерное охлаждение всей жидкости. Поэтому очень легко получить переохлаждение жидкости в капилярах, и почти невозможно переохладить ее в большом сосуде. Бахметьев (1,2) в своих опытах по переохлаждению воды и нитротолуола пришел к выводу, что степень переохлаждения жидкостей обратно пропорциональна ее объему. Так например 3,985 г дистилированной воды переохладилось в его опытах до —8,0°, а 7,330 г—всего до—6,7°. Степень переохлаждения нитротолуоловых шариков также находилась в обратной зависимости от их радиуса (1,2).

Повидимому в жидкостях в большом объеме, так же как и в животных большого размера, обладающих малой поверхностью теплоотдачи, создаются условия неравномерного распределения тепла. В то время как наружная поверхность тела охлаждалась до температуры воздуха, внутренняя его часть имеет температуру на несколько градусов выше.

Эта неравномерность охлаждения создает условия для образования кристаллов, в частности вызывая токи жидкостей из более холодных частей в более нагретые, и наоборот.

Яркой иллюстрацией этой зависимости степени переохлаждения от размеров тела является кроме приведенных уже выше данных по различиям разных видов и возрастов животных (табл. 1) материал по переохлаждению рыб, собранный автором настоящей статьи совместно с Г. В. Никольским. Как уже было отмечено ранее, рыбы имеют влажную поверхность тела и жаберной полости, кристаллизация льда в которой вызывает обычно замерзание жидкостей в их теле без переохлаждения. Но после тщательного высушивания поверхности их тела фильтровальной бумагой и обертывания в вату или марлю удается, охлаждая их в воздухе, получить ту или иную степень переохлаждения. При этом было установлено, что чем меньше размер рыбы, тем больше степень и продолжительность переохлаждения, и что у рыб весом более 10,2 г (длина тела более 7,6 см) получить переохлаждение обычно не удается. Полученная зависимость выражена на табл. 4 и на рис. 2.

Таблица 4

Изменение степени переохлаждения у карасе различного размера

Вес тела в г	Длина тела в см	Число исследован. рыб	Из них		Минимальная температура переохлаждения
			Переохлаждение наблюдалось	Переохлаждения не было	
0,18	2,1	1	1	—	—4,8°
1,25—1,35	3,8—4,0	4	4	—	—1,4°
5,04—7,6	4,9—6,8	5	3	2	—1,5°
10,2—13,15	7,4—7,8	5	4	1	—1,27°
19,8—21,0	9,0—9,2	2	—	2	—0,76°[1]

Характерно, что Бородин (5) в появившейся недавно работе по замораживанию рыб, ставя опыты с рыбами, длина тела которых была от 7,5 до 11,25 см, ни в одном случае не наблюдал их переохлаждения, хотя через опыты с измерением температуры тела прошло 20 экземпляров.

Естественно, что кроме различий в размерах и форме тела величина теплоотдачи зависит также от наличия и плохо проводящих тепло покровов; шерсть, жировой слой и тому подобные изоляторы тепла еще более замедляют охлаждение и создают условия, неблагоприятные для переохлаждения.

Если сделанные выводы вскрывают истинные закономерности процесса переохлаждения, было бы возможным обойти эти препятствия, создаваемые условиями теплоотдачи в организме, изменяя скорость охлаждения животных. Если действительно основным условием для переохлаждения жидкости является их равномерное охлаждение, казалось возможным, охлаждая животных большого размера медленным темпом, получить и у них длительное и значительное переохлаждение. Результаты опытов, приведенных для проверки этого предположения, изложены в следующей главе.

III. ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ОХЛАЖДЕНИЯ НА ПРОЦЕСС ПЕРЕОХЛАЖДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Вопрос о том, как влияет изменение температуры воздуха в холодильнике на степень переохлаждения (т. е. на величину „критичес-

[1] Дана температура, при которой началось замерзание без „скачка", так как переохлаждения не наблюдалось.

кой точки"—T_1), изучался уже ранее Бахметьевым как для насекомых (2,3), так и для моделей (воды, шарики нитротолуола). Определяя скорость охлаждения (число градусов, на которые охладился объект за 1 минуту) и величину „критической точки" T_1 в различных условиях и в частности при изменении температуры воздуха в холодильнике, Бахметьев пришел к выводу, что „критическая точка" находится в периодической зависимости от температуры воздуха. В его опытах как с насекомыми (1,3), так и с шариками

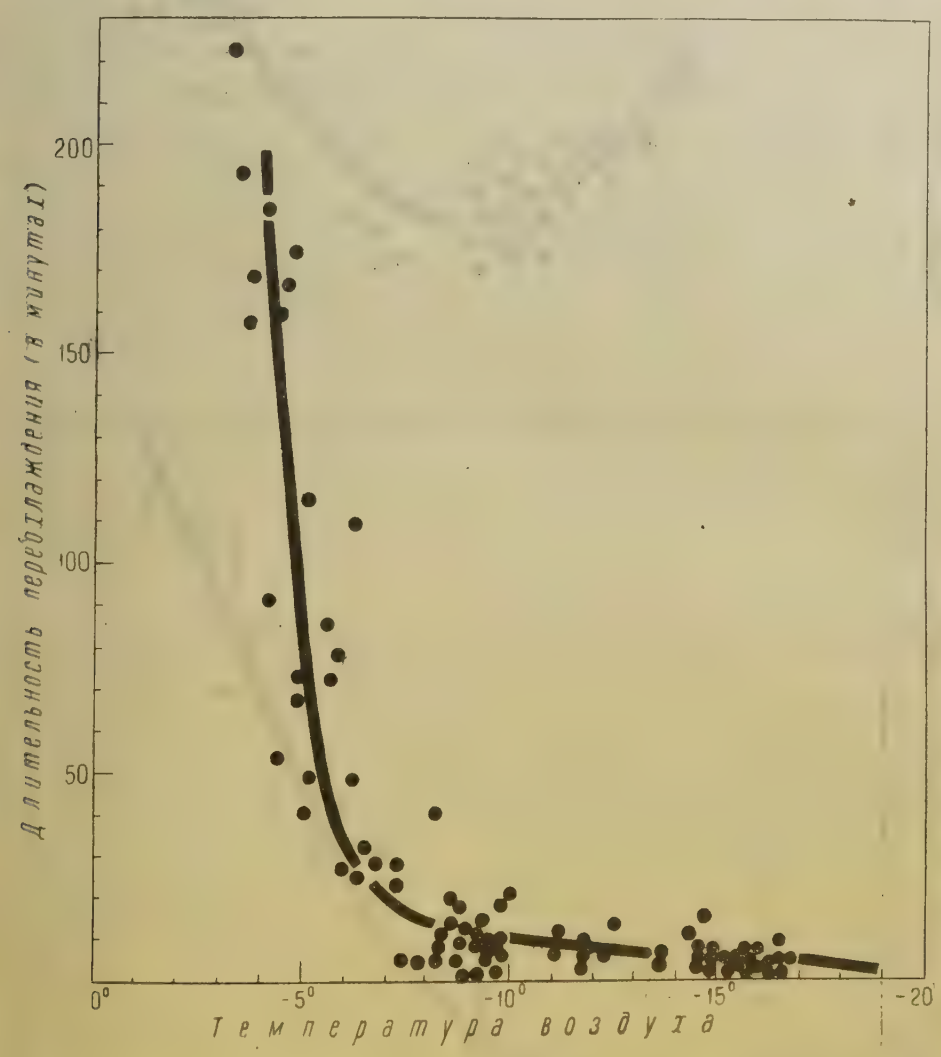


Рис. 3. Длительность переохлаждения при различной температуре воздуха

нитротолуола (2,3) повышение скорости охлаждения (т. е. понижение температуры воздуха) вначале понижает „критическую точку", а затем снова ее повышает. Этот вывод о периодическом возрастании и убывании T_1 был настолько парадоксален и находился в противоречии с его выводами о значении объема тела для переохлаждения (см. выше), что на него почти никто не обратил внимания, и последующих исследований по влиянию температуры воздуха на процесс переохлаждения жидкостей (и тем более организмов) не производилось (см. например Робинсон, 24, 25, 26; Гертнер, 8, 9, 10). Поэтому, прежде чем приступить к опытам с животными, нам пришлось проверить этот вывод на моделях.

Для этой цели были изготовлены овальные сосуды с узким (гор) лышком-трубочкой одинакового диаметра (0,7 см) и длины (20 см) всех сосудиков. Объемы сосудов (без горлышка) были в 1 и в 5 см³ В эти колбочки наливалась дестилированная вода таким образом, что мениск приходился на уровне перехода сосуда в горлышко.

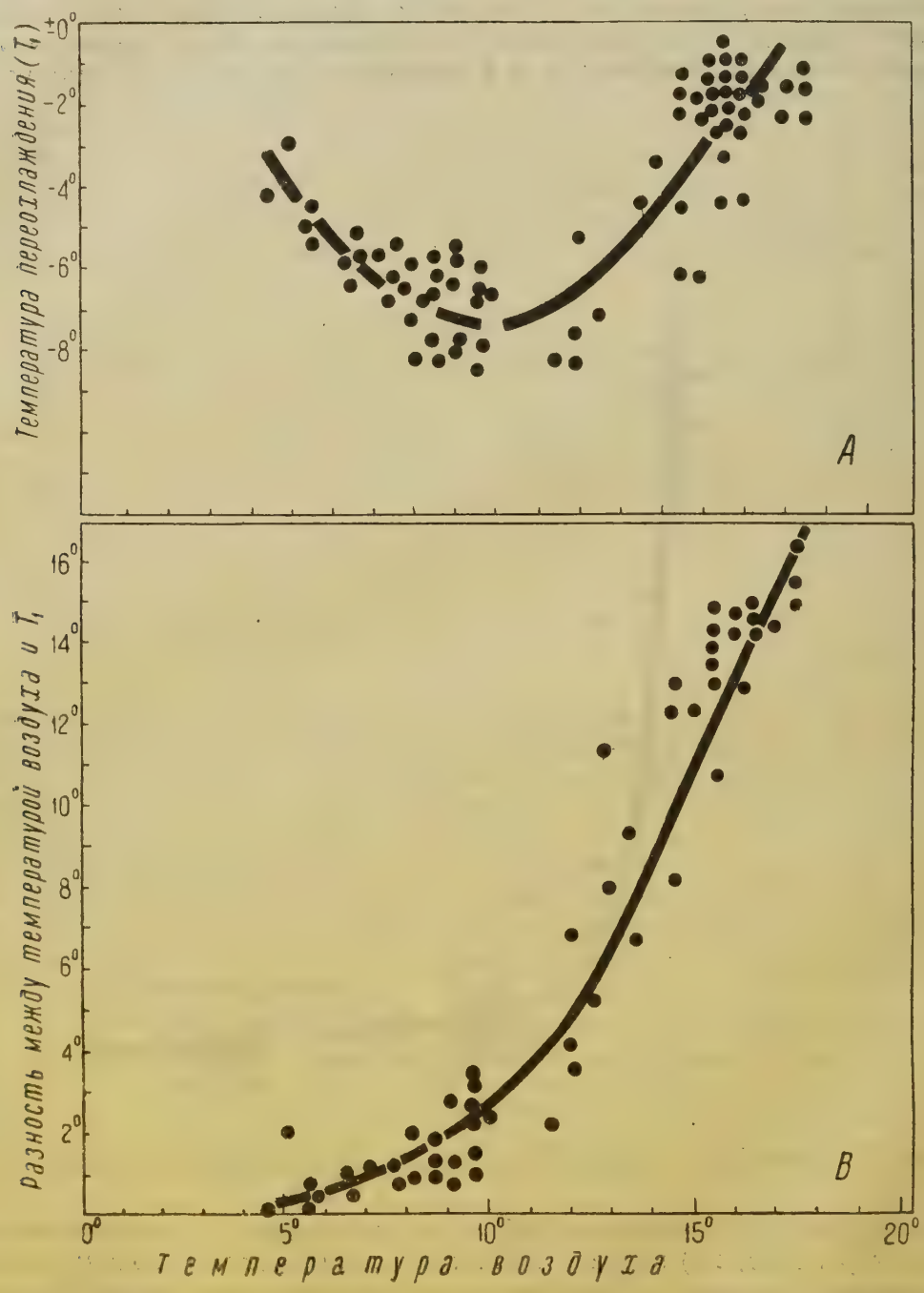


Рис. 4. Изменение степени переохлаждения (T_1 и разность между T_1 и температурой воздуха) при различной температуре

В колбочки вводились термопары (описание методики измерения температуры термоэлектрическим способом, см. 12, 13, 14) и сосуды опускались в холодильник при различной температуре воздуха. Учитывались величина переохлаждения („критическая точка"), длительность переохлаждения (т. е. время от момента понижения температуры

до 0° и до момента наступления скачка) и в ряде случаев—скорость охлаждения при 0° (число градусов, на которое охлаждалась вода в течение 1 минуты при переходе через 0°).

Как это следовало ожидать, вода, взятая в таких небольших объемах (приближавшихся к объему тела новорожденных млекопитающих или крупных насекомых), легко переохлаждалась. В табл. 5 приведены данные о переохлаждении воды в овальных сосудах объемом 1 см³ при различной температуре воздуха.

Таблица 5

Длительность и величина переохлаждения 1 см³ дестилированной воды в зависимости от температуры (скорости) охлаждения

Температура воздуха	Число опытов	Скорость охлаждения в мин.		Число случаев		Длительность переохлажден. в минутах		Температура переохлаждения T_1	
		мин.	макс.	Переохлажден. без замерзания	Переохлаждения с замерз.	мин.	макс.	мин.	макс.
От —4,5 до —7°	8	0,59°	0,70°	7	1	156	210[1]	—2,83	—5,75
„ —7,5 „ —9,7°	17	0,60°	1,00°	3	14	4,5	105[1]	—5,83	—8,41
От —11,5 до —15°	9	1,12°	2,10°	—	9	1,0	10,0	—1,35	—8,29
„ —15,5 „ —17,5°	19	1,33°	2,47°	—	19	0,3	1,0	—0,70	—2,53
Всего опытов	53	—	—	—	—	—	—	—	—

На рис. 3 и 4 приведен материал отдельных опытов (точки) и изменения средних величин (кривая) для длительности переохлаждения и температуры переохлаждения.

Этот материал позволяет утверждать, что длительность переохлаждения находится в обратной зависимости от скорости охлаждения. Чем медленнее (и равномернее) происходит потеря тепла, тем устойчивее состояние переохлаждения. Температура, до которой может переохладиться жидкость, также зависит от скорости охлаждения. Чем больше скорость охлаждения, тем при более высокой температуре жидкости наступает скачок. Кажущаяся периодичность в зависимости T_1 от температуры воздуха и скорости переохлаждения, установленная Бахметьевым (1, 2, 3) и наблюдающаяся в наших опытах (рис. 4а), объясняется тем, что при температуре воздуха от —4 до —5° вода хотя и остается в переохлажденном состоянии в течение нескольких часов, но не может иметь температуру ниже, чем температура воздуха. При понижении температуры воздуха до —8°, —10° T_1 понижается в связи с понижением температуры среды, хотя способность к переохлаждению у жидкости уменьшается (см. данные о длительности и частоте случаев длительного переохлаждения). И наконец при температуре воздуха ниже 10° способность к переохлаждению уменьшается настолько, что и длительность переохлаждения и величина переохлаждения резко уменьшаются.

Чтобы была ясна эта связь между степенью переохлаждения при различной температуре воздуха, на рис. 4b приведены те же данные, что и на рис. 4а, но только степень переохлаждения жидкости вы-

[1] Замерзание не наступило в течение срока 105—210 минут.

ражена разностью между температурой воздуха и температурой переохлаждения (T_1). Мы видим, что, как и следовало ожидать, между степенью переохлаждения и скоростью охлаждения имеется обратная зависимость, а не мнимая периодичность, предположенная Бахметьевым. Чем ниже температура воздуха, т. е. чем больше скорость охлаждения, тем при более высокой температуре жидкости происходит „скачок". И наоборот, чем медленнее и следовательно чем равномернее охлаждается жидкость, тем более длительным и более глубоким будет переохлаждение.

Следовательно при медленном охлаждении возможно получить переохлаждение даже у тех животных, у которых при быстром охлаждении оно не наблюдается.

Таблица 6

Переохлаждение взрослых летучих мышей Nyctalus leisleri

Группа опыта	№ мышей	Температура воздуха	Длительность переохлаждения в мин.	Минимальная температура переохлаждения	При какой температуре наступил „скачок"
Переохлаждение без замерзания	38	—3,0°	42	—2,21°	—
	39а	—3,2°	230	—2,41°	—
	39б	—3,5°	97	—2,75°	—
	41	—4,2°	500	—3,85°	—
Переохлаждение с последующим замерзанием	40	—4,2°	22	—2,82°	—2,82°
	37	—4,4°	41	—3,03°	—3,03°
	44	—5,0°	284	—3,40°	—3,40°
	36	—6,3°	46	—2,80°	—2,80°
	42	—6,5°	14	—1,85°	—1,85°
	35	—6,5°	20	—3,46°	—3,46°
	45	—7,0°	31	—4,42°	—4,42°
	43	—7,0°	100	—2,86°	—2,86°
	34	—7,5°	202	—5,15°	—5,15°

Чтобы проверить это предположение, мы провели в мае—июне 1934 г. опыты получения переохлаждения у взрослых летучих мышей, у которых в предыдущих опытах не удавалось получить это состояние. Опыты производились с видом Nyctalus leisleri. Вес тела мышей был от 12 до 18 г. Всего прошло через опыты 18 экземпляров. Если в предыдущих опытах охлаждение летучих мышей производилось при температуре воздуха от —9,0 до —17,0° (13), то, чтобы получить переохлаждение, опыты велись при температуре воздуха от —3° до —7°, причем температура воздуха понижалась до этого предела от 0° постепенно. Полученные данные сведены в табл. 6.

Таким образом удалось при медленном и следовательно равномерном охлаждении получить состояние переохлаждения взрослых летучих мышей до температуры от —2 до —5,15°, причем в этом состоянии оказалось возможным держать их до 100—500 мин. (т. е. в течение 1,5—8,5 час.). При этом, как и следовало ожидать, летучие мыши №№ 38, 39 и 41, переохлаждавшиеся без последующего замерзания, ожили, хотя температура их тела понижалась до — 2,21 — 3,85° и хотя они находились в этом состоянии в течение периода от 42 до 500 минут.

Летучие мыши, у которых „скачок" приходил, тотчас же вынимались из холодильника, но они тем не менее не оживали.

Таким образом вывод, сделанный на основании изучения зависимости между скоростью теплоотдачи и степенью переохлаждения

у разных видов и возрастных стадий животных, уточненный в опытах с моделями, позволил получить переохлаждение даже у тех животных, у которых наблюдать это состояние раньше не удавалось.

IV. ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Собранный материал позволяет сделать ряд существенных выводов. Эти опыты установили, что получение состояний переохлаждения у насекомых, пресмыкающихся и млекопитающих зависит в основном от условия охлаждения — от его скорости и равномерности. Этот вывод позволяет нам получать состояние переохлаждения у различных наземных животных, обладающих самыми разнообразными размерами и формой тела и отличающихся по другим особенностям, определяющим условия теплоотдачи. Взгляд ряда других исследователей (Бахметьев, Пэйн, Робинсон, Сахаров, Гертнер) о том, что возможность переохлаждения определяется в основном особенностями в составе жидкостей организма (общее содержание воды, содержание воды, связанной колоидами, содержание жира, белков и сахара), закрывал путь получения этого состояния у целого ряда форм. Собранный нами материал говорит о том, что если эти физико-химические особенности организмов имеют значение для возможности и степени переохлаждения при температурах ниже —10—15° (см. данные табл. 1 и 2), то при температурах до —5 —7° всякое животное может быть переохлаждено при медленном и равномерном охлаждении.

Данные опытов Jones and Görtner (11) также говорят о том, что наличие колоидов, связывающих воду, определяет главным образом степень вымерзания жидкости, а не возможность и степень ее переохлаждения. В серии опытов, проведенных с растворами желатины, было установлено, что иногда (табл. III и IV на стр. 400 и 402) замерзание воды („скачок") происходит при более низкой температуре, чем у раствора желатины. Так например в одном опыте (табл. 31) T_1 для 2,3 см³ воды была равна —9,1° для 10% раствора желатины —7,9°. В другом опыте (табл. 4) T_1 для 0,9 см³ воды была —10,1°, для такого же количества воды + 0,46 г желатины (т. е. 50% раствор) —8,0°. Таким образом в этих опытах вода с желатиной начинала обращаться в лед при более высокой температуре (по сравнению с водой) вследствие того, что добавленная к ней желатина изменяла соотношение объема и условия равномерного охлаждения, т. е. в этом случае условия охлаждения вызывали эфект, совершенно обратный тому, которого можно было ожидать, исходя из роли колоидов в явлениях переохлаждения и замерзания.

Все это позволяет утверждать, что если в опытах, проводимых при низких температурах и следовательно при большей скорости охлаждения, степень переохлаждения может зависеть от физико-химических свойств жидкостей [см. данные о растворах желатины разной концентрации — Кодис (17), Джонс и Гертнер (11), данные по насекомым — Робинсон (24, 25, 26), наши данные о различии в холодостойкости личинок Tenebrio и пчел — табл. 1 и 2], то при медленном охлаждении возможность и длительность переохлаждения зависят главным образом от условий отдачи тепла охлаждаемым организмом. Поэтому различия в физико-химических свойствах жидкостей тела животных в этом случае определяют лишь предел, степень переохлаждения при дальнейшем понижении температуры.

Этот вывод важен не только для дальнейших экспериментов, но представляет интерес и для экологов. Этот вывод позволяет пред-

полагать, что при медленном понижении температуры воздуха, имеющем место в природных условиях осенью, огромное большинство перезимовывающих животных повидимому находится в состоянии переохлаждения. Насекомые и другие наземные беспозвоночные, пресмыкающиеся и виды млекопитающих, впадающие в спячку, зимующие в убежищах, в которых температура воздуха может падать ниже 0°, переживают таким образом без всякого вреда эти периоды медленного, но иногда длительного охлаждения.

Наконец последний вывод представляет некоторый интерес как для дальнейшего изучения проблем взаимоотношения организма и внешней среды, так для ряда других биологических вопросов. Мы установили, что морфологические отличия разных видов и разных возрастных стадий, изменяя условия отдачи тепла их телом, определяют тот или иной тип хода процессов переохлаждения и замерзания у животных.

В то же время было доказано, что один и тот же организм при разных условиях охлаждения может обладать совершенно различной способностью к переохлаждению. Эти данные позволяют подчеркнуть лишний раз, что целый ряд особенностей организма как целого и различия в условиях внешней среды могут определять совершенно иной результат воздействия внешних условий на животных. В частности нам удалось установить, что простые морфологические отличия, обычно не учитываемые при физиологических исследованиях, могут играть большую роль в реакции организма на внешние воздействия. Этод вывод подчеркивает необходимость изучения при разрешении ряда физиологических проблем не только физико-химической стороны данного явления, но и ряда биологических особенностей организма как целого, которым обычно уделяется мало внимания.

Установленные закономерности позволяют управлять явлением переохлаждения организма, кроме того открывают возможность экспериментов по переохлаждению целого ряда видов животных, у которых до сих пор это явление не наблюдалось.

Эти исследования могут представитя большой интерес, так как они позволяют изучать особенности течения биологических и физиологических процессов при температуре ниже нуля, и тем самым ставят ряд совершенно новых вопросов.

В частности большой интерес представляет изучение соотношения между темпами различных биологических и физиологических процессов при этой температуре. Так напр., предыдущие исследования (Калабухов, 12) показали, что при температуре, близкой к 0° и ниже 0° процесс усвоения глюкозы со стенок кишечника у пчел почти прекращается, несмотря на то, что обмен и потребление глюкозы в тканях тела идет со значительной интенсивностью. Без сомнения для целого ряда функций одного организма степень их угнетения действием низкой температуры будет весьма различной.

Столь же интересной является задача изучения способности выживания в состоянии переохлаждения различных видов животных— сравнительное исследование особенностей, позволяющих животным проводить в этом состоянии долгое время.

Все эти исследования могут представить не только теоретический но и практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бахметьев П. И., Переохлаждение жидкостей, Журн. русск. физ.-хим. о-ва 32, 190).—2. Он же Явления на преступяване у парантротолуоловте топки. Трудов на Белг. Природоизпитателно Дружество, книги 1. София, 190).—3. Bachmetjew P., J. Experimentelle entomologische Studien, 1, Leipzig, 1, 1901, 2. Sophia, 1907.

4. Бахметьев П. И., Как я открыл анабиоз у млекопитающих, Природа, № 5, 1912.—5. Borodin N. A., The anabiosis or phenomenon of resuscitation of fishes after being frozen, Zool. Jahrb. Abt. Zool. und Physiol., 53, 1934.—6. Cameron A. T., Temperature and life and death, Trans. R. Soc. of Canada, III ser., vol. XXIV, part I, section V, May 1930.—7. Chambers R. and Hale H., The formation of ice in protoplasm, Proced. R. Soc. B., vol. 110, 1932.—8. Görtner R. A., The state of water in colloidal and living systems, Trans. Faraday Soc., vol. XXVI, № 111, Part. 112, 1930.—9. Görtner R. A., The role of water in the structure and properties of protoplasm, Ann. Review of Biochemistry, vol. 1, 1932.—10. Görtner R. A. and Görtner W. A, The cryoscopic method for the determination of „bound water", J. Gener. Physiol., vol. 17, № 3, 1934.—11. Jones J. D. and Görtner R. A., Free and bound water in elastic and non elastic gels, J. Physic. Chemistry, vol. 36, 1932.—12. Калабухов Н. И., Материалы по изучению оцепенения (спячки, „анабиоза") у пчелы, Зоол. журн., т. XII, № 4, 1933.—13. Он же, Анабиоз у животных при температуре ниже 0°. I. Действие низких температур на летучих мышей. Бюлл. Моск. о-ва Исп. прир. отд. биологии, т. X, № 2, 1933.—14. Он же, Анабиоз у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°, Докл. Ак. наук, № 7, 1934.—14a. Калабухов Н. И. и Никольский Г. В., Возможен ли „анабиоз" при замораживании рыб., Рыбн. хоз., № 2, 1934.—15. Knight H., 19th Report of State Entomologist of Minnesota, 1922.—16. Kodis Th., Die Unterkühlung der tierischen pflanzl. Geweben, Zentralbl. f. Physiologie, Bd. 12, 1898.—17. Кодис Ф., Переохлаждение животного организма, Изв. Акад. наук, т. XVII, 1902.—18. Лозина-Лозинский Л., Холодоустойчивость гусениц лугового мотылька, Сборник ВИЗР, № 7, 1933.—19. Максимов Н. А., О вымерзании и холодостойкости растений, Изв. Лесн. института, СПБ, 1913.—20. Payne N., Measures of insect cold hardiness, Biol. Bull., 1927.—21. Payne N., Freezing and survival of insects at low temperatures, J. Morph. and Physiol., 1927.—22. Prenglowitz R., Zur thermischen Isolierung bei Vögeln, Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. und Physiol, 1933.—23. Robinson W., Relation of hydrophilic colloids to winter hardiness of insects, Coll. Symp. Monograph., vol. V, 1927.—24. Idem, Low temperature and moisture as factors in the ecology of the rice and granary wheewils, Techn. Bull. Univ. of Minnesota, № 4, 1926.—25. Idem, Determination of the natural undercooling and freezing points in insects, J. Agric. Research., № 12 1928.—26. Сахаров Н. Л., К изучению холодостойкости насекомых, Журн. опыт. агрономии Юго-востока, т. VI, 1928.—27. Shibata K., Experimental studies on the influence of low temperatures upon the development of paddy-borer (Schoenobnis). II. Studies on the freezing point of blood in the winter season as well on the water-contents of body, J. of Soc. Tropic. Agriculture, vol. V, № 3, 1933.—28. Weigmann R., Über Unterschieds in der Kältebeständigkeit von Froschen, Eidechsen und Alligatoren, Verhand. Phys. Med. Gesellsch. zu Wurzburg, Bd. LIV, H. 1, 1929.—29. Weigmann R., Die Wirkung starker Abkühlung auf Amphibien und Reptilien, Ztschr. wiss. Zool., Bd. 134, 1929.—30. Idem, Weitere Untersuchungen über die Kältebeständigkeit poikilothermen Wirbeltiere, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 136, 1930.

„ANABIOSIS IN ANIMALS AT TEMPERATURE BELOW 0°

2 THE CONDITIONS OF UNDERCOOLING OF ANIMAL ORGANISM[1]

N. Kalabuchov

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, Moscow University)

1. The data obtained by the author in previous studies (see N. 12, 13, 14 and 14-a in the list of references) show, that the possibility and the dergee of undercooling of organism differ in animals of different species (and in some cases of different age). In insects and in newborn mammals (bats and white mice) freezing begins only after undercooling of fluids of their body to the temperature between —3° and —17° (see table I). The tortoises became undercooled only in the part of experiments. The adult bats did not the ability of undercooling, and the ice was formed in their body at once after the temperature of animals has fallen down to the freezing point (—0,5—0,8°) (see table I). In the present paper the author studied the cause of such differences in ability of undercooling.

[1] The 1-st contribution „Action of low temperatures on the bats (Chiroptera) was published in Bull. de Société de Naturalistes de Moscou", № 2, 1933.

2. It was established that the conditions of emission of heat from body of animals are of great importance for the possibility and the degree of undercooling. Differences in the relation between the surface of the body and its volume (the mass), which is the greatest in small animals (insects, see table 3) and the lowest in the large ones (adult chiroptera, tortoises) change the rate of cooling of an organism. In the small animals the cooling begins simultaneously in all parts ot the body, in large ones the surface and inner parts of body have different temperatures. This irregularity of cooling cause the freezing of larger animals at a higher temperature, than that of smaller size. The form of the body and the existence of coverings impeding the conduction of heat (for instance fur and layer of fat) also change the rate of cooling. It is the cause while adult bats covered with fur could not be undercooled in our previous experiments.

3. For the production of undercooling in such animals it is necessary to cool them with a reduced rate of cooling. We obtained an undercooling of adult Nyctalus leisleri (13 specimens) by keeping them at a temperature between —3° to —7° (in previous experiment the cooling of newborn and adult bats was conducted at a temperature between —9° to —17° (See Kalabukhov, 13, 14). The animals were undercooling down to a body temperature of —2 —5,15° and could survive in these state during the period from 1 to 8,5 hours.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 1

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ИНТЕРСЕКСУАЛЬНОСТЬЮ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (LYMANTRIA DISPAR L.)

ЧАСТЬ II. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИНТЕРСЕКСУАЛЬНЫХ САМЦОВ[1]

П. А. Косминский

Научно-исследовательский институт зоологии Московского государственного университета

1. ВВЕДЕНИЕ

В первой части работы я показал, что исследованные мной две линии непарного шелкопряда, дающие мозаичных самцов, обнаруживают по ряду особенностей большое сходство с тем, что наблюдалось Гольдшмидтом при его исследованиях по интерсексуальности, получаемой в результате скрещиваний различных рас непарного шелкопряда. Однако в некоторых пунктах наблюдалось и различие, в одних случаях непринципиальное и объяснимое быть может различием в расах, с которыми приходилось работать мне и Гольдшмидту, в других же случаях различие было очень резкое и необъяснимое с точки зрения количественной теории, выведенной Гольдшмидтом на основании его многочисленных исследований.

Наследование интерсексуальности в моих линиях шло строго по законам, выведенным Гольдшмидтом для линий, дающих мужских интерсексов, однако лишь до тех пор, пока я вел скрещивания в пределах слабых рас, но как только я начал ставить скрещивания с японской (сильной по терминологии Гольдшмидта) расой, выяснилось, что F („женский“ фактор) нашей интерсексуальной линии, который на основании всех данных должен был считаться сильным, подобно F японских рас, при скрещивании с сильной японской расой оказался слабым и неотличимым по действию от F обычных линий, не дающих интерсексов, из тех же мест, откуда происходили интерсексуальные линии. Именно при скрещивании самок моих интерсексуальных линий с японским самцом я получил в потомстве огромное большинство самцов и очень небольшое количество самок самой высокой степени интерсексуальности, внешне почти не отличимых от нормальных самцов (некоторое недоразвитие в половом аппарате, в частности неразвитие или недоразвитие penis). Эти явления заставили Гольдшмидта принять, что полученные в моих опытах мозаики по существу не являются интерсексами в гольдшмидтовском смысле и их появление

[1] Ч. I, см. Русск. зоолог. журн., т. X, в. 2, 1930.

повидимому вызвано неправильным распределением хромосом. Это соображение неоднократно высказывается Гольдшмидтом в его последней сводке (1931). Он в нескольких местах подчеркивает, что мои интерсексы морфологически резко отличаются от его интерсексов вследствие того, что изменения у них происходят совершенно незакономерно (стр. 62 и 74). Правда, в последних своих работах (1933, 1934) он высказывает уже другое предположение, что появление моих интерсексов произошло в результате изменения не F, как предполагал я, но M (мужского фактора, который стал ультраслабым (ultraschwach). Однако это последнее объяснение основано, как мы увидим сейчас, на недоразумении и повидимому на недостаточном ознакомлении автора с таблицами, приведенными в первой части моей работы.

Гольдшмидт (1934, 10) полагает, что одного ультраслабого M достаточно, чтобы вызвать появление интерсексов, наличие двух ультраслабых M вызывает уже появление сильно измененных интерсексов, мало жизнеспособных, что может привести в небольших выводках к полному отсутствию самцов.

В моих исходных скрещиваниях по Гольдшмидту ультраслабое M было у воронежской линии, полтавская раса была нормальна (обычные слабые M и F).

Таким образом появление интерсексов в 1926 и 1927 гг. (рис. 1 и 2, генеалогические таблицы) в полтавской линии по Гольдшмидту объясняется следующим образом.

P Полтава ♀ F_{sch} M_{sch}[1] × Воронеж ♂ M_{sch} M_{u}[1]

F_1 ♂ $\frac{1}{2}$ M_{sch} M_{sch} (нормальные) $\frac{1}{2}$ M_{sch} M_{u} (интерсексы)

♀ $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{sch} $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{u}

F_2 a) ♂ M_{sch} M_{sch} (нормальные) ♀ F_{sch} M_{sch}

b) ♂ M_{sch} M_{u} (интерсексы) ♀ F_{sch} M_{sch}

c) ♂ $\frac{1}{2}$ M_{sch} M_{sch} (нормальные) $\frac{1}{2}$ M_{sch} M_{u} (интерсексы)

♀ $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{sch} $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{u}

d) ♂ $\frac{1}{2}$ M_{sch} M_{u} (интерсексы) $\frac{1}{2}$ M_{u} M_{u} (сильные интерсексы)

♀ $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{sch} $\frac{1}{2}$ F_{sch} M_{u}

Чтобы приложить эти объяснения к нашему случаю, следует еще принять дополнительно, что при M_{sch} M_{u} интерсексуальность не всегда проявляется, так как взятый для исходного скрещивания самец воронежской линии был совершенно нормален.

Тогда действительно по этим формулам можно будет в некоторой степени объяснить те явления, которые мы наблюдаем в F_1 и F_2, но только относительно одного выводка (№ 95, 1926), где половина самцов была нормальна, для другого выводка (№ 96, 1926) мы уже должны принять, что у самки полтавской линии также было M_{u}.

---

[1] M_{sch} — слабое M, M_{u} — ультраслабое M.

Дальнейших скрещиваний Гольдшмидт не рассматривает, считая, что все они вполне объясняются приведенной схемой. Однако в действительности дело обстоит иначе. Гипотеза об изменении M в смысле его ослабления как наиболее простая была первоначально принята мной и для проверки ее были поставлены специальные скрещивания в трех направлениях: 1) для проверки, будут ли в полученных нами выводках самки, не дающие интерсексов, 2) для получения таких комбинаций, при которых у самцов F было бы от интерсексуальных линий, а оба M от нормальных, и 3) для получения самцов с F от нормальных линий и с одним или обоими M от интерсексуальных.

Разберем подробно эти скрещивания.

Первая серия. Самки из № 96, 1926, были скрещены с самцами из выводка „Воронеж IX.1926". Ввиду того что воронежская линия не была проверена в течение нескольких поколений, допустим, что взятые мной для скрещивания самцы были типа M_{sch} M_u, но по каким-то причинам в этом выводке интерсексуальность не проявилась. При таком скрещивании в каждом выводке половина самок должна быть типа F_{sch} M_{sch}, а половина—типа F_{sch} M_u. Таким образом, если скрестить всех самок из любого выводка с самцами из проверенных нормальных линий, то мы должны получить в результате этих скрещиваний половину выводков только с нормальными самцами, а половину с нормальными и интерсексами.

Было поставлено две серии таких скрещиваний: с самками из выводка № 41 и № 37, 1927. В первом случае получено 46 выводков, во втором — 20, числа вполне достаточные. Скрещивания производились с самцами из проверенных в течение ряда лет (не менее 3) линий чистых пород или с гибридами, где исходные линии также были проверены в течение не менее 3 поколений.

Однако ни один выводок не оказался нормальным: в части выводков были получены самцы-интерсексы, в прочих же только самки (см. ч. I, табл. 11 и 13). Если даже допустить, что все гибриды, где участвуют воронежские линии, обязательно должны иметь ультраслабое M, и то, откинув такие выводки, мы в каждом случае будем иметь достаточное количество выводков, чтобы с полной достоверностью судить о том, что в выводках № 41 и № 37 нормальных самок не было. У нас в таком случае остается в скрещиваниях с № 41 25 выводков, с № 37 — 16. Раз мы в половине выводков ожидаем только нормальных самцов, то мы должны получить их в первой серии в $14 \pm 2{,}64$, а во второй — в $8 \pm 2{,}00$ выводках, т. е. вероятность, что в наших скрещиваниях случайно не попадались самки типа F_{sch} M_u, совершенно исключается.

Таким образом результаты этого опыта ни в какой мере не могут быть подведены под схему Гольдшмидта.

Вторая серия. В результате скрещивания самок из выводка № 41, 1927, с самцами ферганской линии мы получили всех самок с M от ферганской линии, т. е. с нормальным слабым (M_{sch}). Такие самки были скрещены с самцами одесской линии, проверенной в течение 6 поколений. В результате этих скрещиваний мы получили самцов с одним M от ферганской, а с другим от одесской линии, т. е. с обоими M нормальными слабыми. Из полученных 3 выводков (№№ 51—53, 1929) один дал только самок, другой—самок, нормальных и интерсексуальных самцов, только третий дал нормальных бабочек (ч. 1, табл. 6), но в этом выводке было всего 6 бабочек, из них 5 самок. Избыток самок указывает на то, что повидимому и здесь мы имеем дело с интерсексуальным выводком.

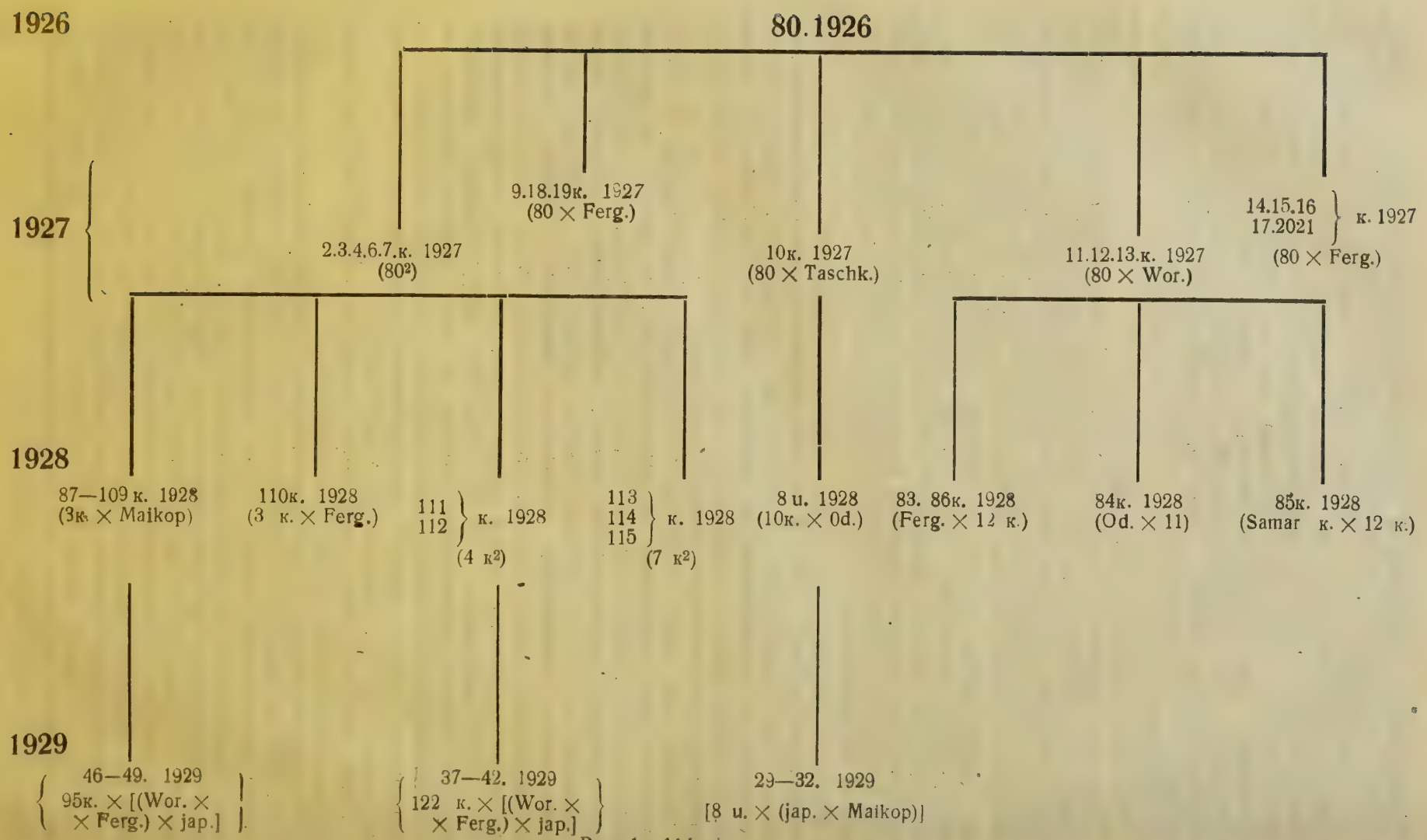

1926
80.1926
1927
9.18.19к. 1927
(80 × Ferg.)
2.3.4.6.7.к. 1927
(80²)
10к. 1927
(80 × Taschk.)
11.12.13.к. 1927
(80 × Wor.)
14.15.16
17.2021
к. 1927
(80 × Ferg.)
1928
87—109 к. 1928
(3к × Maikop)
110к. 1928
(3 к. × Ferg.)
111
112
к. 1928
(4 к²)
113
114
115
к. 1928
(7 к²)
8 u. 1928
(10к. × Od.)
83. 86к. 1928
(Ferg. × 12 к.)
84к. 1928
(Od. × 11)
85к. 1928
(Samar к. × 12 к.)
1929
46—49. 1929
95к. × [(Wor. ×
× Ferg.) × jap.]
37—42. 1929
122 к. × [(Wor. ×
× Ferg.) × jap.]
29—32. 1929
[8 u. × (jap. × Maikop)]

Рис. 1 Abb. 1.

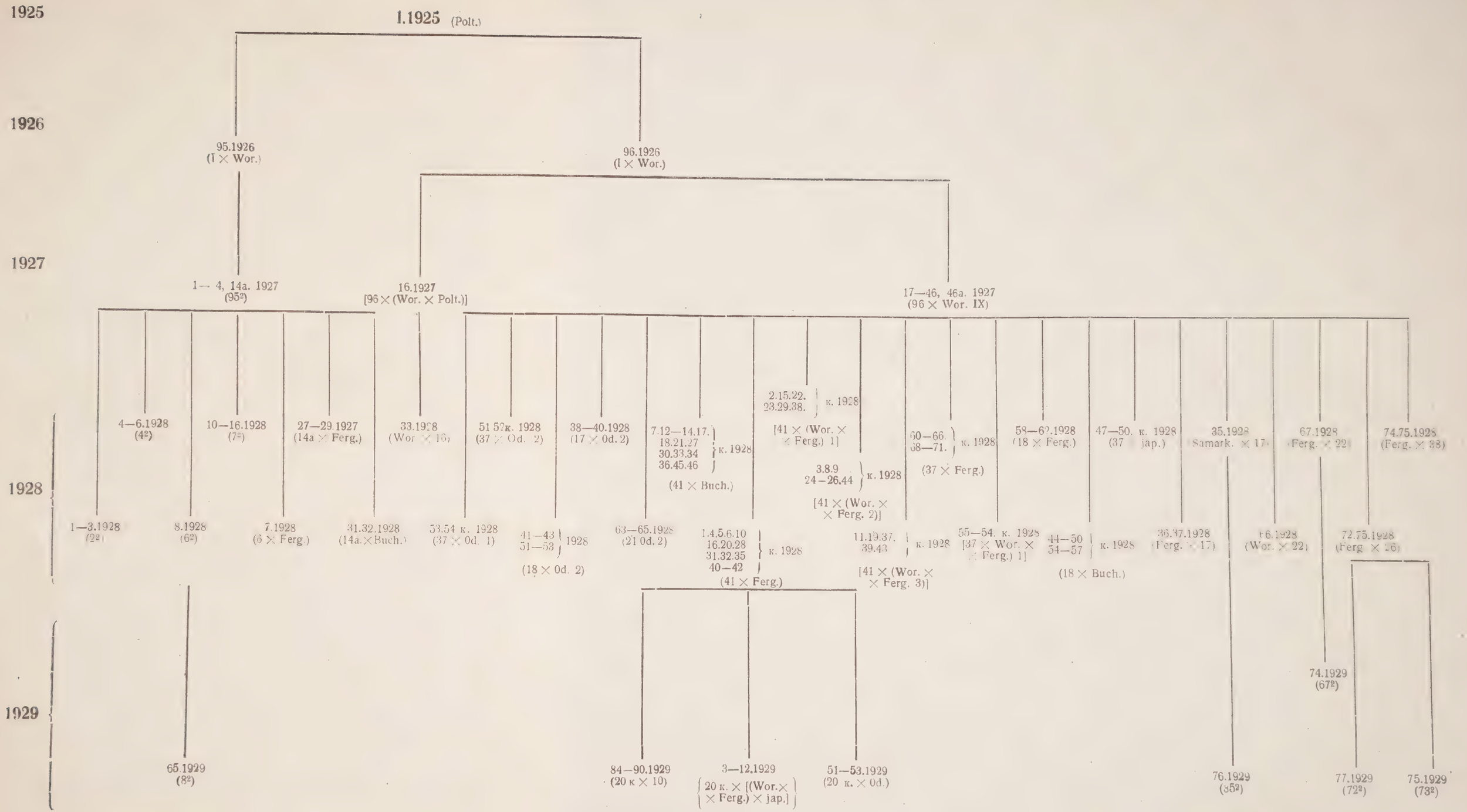

1925
1926
1927
1928
1929
1.1925 (Polt.)
95.1926 (I × Wor.)
96.1926 (I × Wor.)
1—4, 14a. 1927 (95²)
16.1927 [96 × (Wor. × Polt.)]
17—46, 46a. 1927 (96 × Wor. IX)
4—6.1928 (4²)
10—16.1928 (7²)
27—29.1927 (14a × Ferg.)
33.1928 (Wor × 16)
51 52к. 1928 (37 × Od. 2)
38—40.1928 (17 × Od. 2)
7.12—14.17. 18.21.27 30.33.34 36.45.46 к. 1928 (41 × Buch.)
2.15.22. 23.29.38. к. 1928 [41 × (Wor. × × Ferg.) 1]
3.8.9 24—26.44 к. 1928 [41 × (Wor. × × Ferg. 2)]
60—66. 68—71. к. 1928 (37 × Ferg.)
58—62.1928 (18 × Ferg.)
47—50. к. 1928 (37 jap.)
35.1928 Samark. × 17)
67.1928 (Ferg. × 22)
74.75.1928 (Ferg. × 38)
1—3.1928 (2²)
8.1928 (6²)
7.1928 (6 × Ferg.)
31.32.1928 (14a.×Buch.)
53.54 к. 1928 (37 × Od. 1)
41—43 51—53 1928 (18 × Od. 2)
63—65.1928 (21 Od. 2)
1.4.5.6.10 16.20.28 31.32.35 40—42 к. 1928 (41 × Ferg.)
11.19.37. 39.43 к. 1928 [41 × (Wor. × × Ferg. 3)]
55—54. к. 1928 [37 × Wor. × × Ferg.) 1]
44—50 54—57 к. 1928 (18 × Buch.)
36.37.1928 (Ferg. × 17)
16.1928 (Wor. × 22)
72.75.1928 (Ferg × 26)
74.1929 (67²)
65.1929 (8²)
84—90.1929 (20 к × 10)
3—12.1929 {20 к. × [(Wor.× × Ferg.) × jap.]}
51—53.1929 (20 к. × Od.)
76.1929 (35²)
77.1929 (72²)
75.1929 (73²)

Рис. 2. Abb. 2.

Такой же опыт был поставлен и в воронежской линии. Самка из № 80, 1926, была скрещена с самцом из ташкентской линии (проверена в течение 3 поколений), одна из полученных от этого скрещивания самок была скрещена с самцом из одесской линии (той же, что и в предыдущем опыте), в результате последнего скрещивания мы также получили интерсексов, самки из этого выводка, скрещенные с самцом-гибридом japonica × Майкоп, снова дали мужских интерсексов.

Таким образом в обоих опытах несмотря на то, что здесь у самцов оба M были нормальны, мы получили интерсексов, что совершенно не согласуется с предложенной Гольдшмидтом теорией.

Третья серия. Самцы-интерсексы с ясно выраженными признаками интерсексуальности (женские пятна на крыльях) были скрещены с самками из различных нормальных проверенных линий, причем большинство этих самок принадлежало к среднеазиатским линиям, у которых F значительно сильнее, чем F воронежской или полтавской нормальных линий: при скрещивании среднеазиатских самок с сильными японскими самцами получаются самые слабые женские интерсексы или даже нормальные самки, при скрещивании самцов той же японской линии с полтавскими или воронежскими самками получаются самые сильные степени женской интерсексуальности или даже превращение самок в самцов. Таких скрещиваний было поставлено 16, из них 11 со среднеазиатскими самками. По Гольдшмидту самцы-интерсексы должны быть по меньшей мере M_{sch} M_u и при скрещивании с нормальными слабыми самками должны дать в каждом выводке половину самцов-интерсексов. Особенно резко должна быть выражена интерсексуальность в результате скрещиваний со среднеазиатскими самками. Однако не только резко выраженных, но вообще интерсексов ни в одном выводке мы не получили (опыты 1928 г., ч. I, табл. 10).

Трудно себе представить, чтобы в один и тот же год, при одних и тех же условиях сочетание F полтавской линии с M_{sch} M_u давало одних самок или самые высокие степени интерсексуальности у самцов, а сочетание таких же M_{sch} и M_u[1] с гораздо более сильным F среднеазиатских линий дало бы во всех случаях только нормальных самцов при нормальном отношении полов или некотором избытке самцов.

Гольдшмидт соглашается с тем, что этот факт противоречит его гипотезе, но полагает, что здесь что-то напутано (Liegt nicht vielleicht eine Verwechslung dar). Но напутать можно в одном скрещивании, а не в 16, кроме того всякая возможность спутывания самцов исключается, так как для скрещивания брались самцы с ясно выраженными признаками интерсексуальности, путаница же в самках, если бы даже она и имела место, для доказательства предположения Гольдшмидта не имеет значения. Число особей в отдельных выводках достаточно велико, и в тех случаях, когда оно было мало, наблюдался избыток самцов, таким образом всякое предположение о вымирании интерсексов отпадает. Таблица этих скрещиваний с цифровыми данными приведена в I части нашей работы на немецком языке, таким образом Гольдшмидт имел полную возможность с ней ознакомиться.

Для получения предполагаемого сочетания F_{sch} M_u M_u нужно было поставить скрещивания между полученными в только что описанном опыте самцами и самками, при этом мы могли рассчитывать получить нужный для нас генотип только в 0,25 всех выводков.

---

[1] M_{sch} в ряде случаев от ферганской линии, только в одних случаях (при нормальной самке и самце-интерсексе) от матери, а в других (при самке интерсексуальной линии и нормальном самце) — от отца.

Ввиду того что все вышеуказанные опыты с достаточной убедительностью показали, что интерсексуальность не вызывается изменением M, я не считал необходимым специально ставить такие скрещивания в большом масштабе, так как для этого пришлось бы выкармливать большое число выводков[1]. Четыре скрещивания этого типа все дали, как и следовало ожидать, нормальных бабочек.

Мы видим, что, даже допустив ряд натяжек (наличие M_u у обеих скрещиваемых особей, наличие M_u у всех воронежских линий), мы не сможем ни в какой мере подвести полученные в этих скрещиваниях результаты под схему Гольдшмидта, поэтому единственно правильным остается мое прежнее объяснение, что способность давать интерсексов передается через мать[2].

Таким образом основное противоречие между полученными нами данными и количественной теорией Гольдшмидта остается в полной силе, обследованные нами явления в известном пункте резко отличаются от того, что наблюдал Гольдшмидт, и поэтому является настоятельно необходимым всестороннее исследование наших интерсексов.

Следует еще отметить, что насколько категорически Гольдшмидт раньше настаивал на резкой морфологической разнице между моими и полученными им интерсексами, настолько же категорически он теперь, когда ему показалось, что полученные мной результаты можно подвести под его схему, утверждает, что между его интерсексами и моими никакой разницы нет. В действительности же определенная, хотя и не столь резкая, как это казалось раньше Гольдшмидту, разница существует и многое не укладывается в схему выведенных Гольдшмидтом законов „времени" (Zeitgesetz der Intersexualität) и „поворотного пункта" (Drehpunkt).

Во второй части моей работы содержится подробное морфологическое исследование полученных мной интерсексов, выяснение сходства и различия между ними и интерсексами, полученными Гольдшмидтом, и рассмотрение вопроса, насколько согласуются полученные нами факты с теоретическими построениями Гольдшмидта.

Для выяснения этих основных вопросов нам придется подробнее остановиться на развитии отдельных органов у обоих полов и на гомологии часто резко различных частей у самца и самки.

Экспериментальная часть моей работы в основном была закончена еще в 1929 г., попытка продолжать дальнейшую выкормку моих линий закончилась неудачей, так как они с самого начала были заражены пебриной, в результате чего уже в 1931 г. обе линии вымерли полностью. Но обработка и опубликование моих исследований сильно задержались отчасти ввиду обширности материала, а главным

---

[1] Для полной достоверности не менее 30 выводков.

[2] Мы можем еще несколько видоизменить теорию, объясняющую появление интерсексов в результате изменения M. Можно допустить, что интерсексы получаются лишь при сочетании F_{sch} с двумя M_u. При таком предположении мы сможем объяснить, почему при скрещивании интерсексуальных самцов с самками нормальных линий получаются все нормальные самцы: они все будут M_{sch} M_u. Но тогда в F_2 мы обязательно во всех скрещиваниях должны получить интерсексов:

$$F_{sch}\ M_u \times M_{sch}\ M_u$$
$$♀\ F_{sch}\ M_{sch} + F_{sch}\ M_u$$
$$♂\ M_{sch}\ M_u + M_u\ M_u,$$

чего в действительности не оказалось. Далее эта гипотеза не объясняет конечно, почему при сочетании F интерсексуальной линии и обоих M_{sch} нормальных линий, а также при скрещивании самок интерсексуальных линий с нормальными самцами мы всегда получаем интерсексов. Таким образом ни одна гипотеза, допускающая, что изменение происходит в M, не может объяснить того хода наследования интерсексуальности, которое наблюдалось в наших опытах.

образом оттого, что в эти годы главное мое внимание было уделено требующим много времени работам по тутовому шелкопряду. Только в 1933 г. я смог приступить к окончательной обработке материала и к постановке дополнительных опытов и надеюсь, что последующие части этого исследования появятся уже без такого перерыва по времени, который произошел между выходом I и II частей. В исследованный материал входят интерсексы, полученные в 1927 г. в количестве 61 экземпляра, и 2522 интерсекса, полученные в опытах 1928 г., а также сравнительно незначительное количество экземпляров, полученных в 1929 и 1930 гг. и в более ранние годы (1922—1925). Материал 1927 г. был детально обработан К. А. Головинской. Все препараты эскизы рисунков и тщательно проделанные описания сохранились полностью и с любезного согласия К. А. Головинской я имею возможность использовать этот материал. За передачу материала и за любезное разрешение использовать его в моей работе считаю своим долгом выразить К. А. Головинской глубокую благодарность.

В связи с тем, что первоначальный план работы был изменен и генетическая часть была опубликована значительно ранее морфологической, мне придется в некоторых местах развивать вопросы, уже в известной степени затронутые в первой части. Такое нарушение стройности изложения является неизбежным потому, что без определенных кратких морфологических указаний генетическая часть являлась бы не вполне понятной, а откладывать опубликование уже готовой генетической части до окончания обработки морфологической, которая, как мы видим, сильно задержалась, мне представлялось нецелесообразным.

II. ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Различие между самцами и самками непарного шелкопряда отмечается по ряду признаков. На первом месте конечно следует поставить систему половых органов („первичные половые признаки“ авторов): половые железы, выводные протоки с их придатками, копулятивный аппарат. Кроме того заметна очень резкая разница и в ряде признаков, не имеющих прямой связи с половой функцией. Сюда относятся величина и форма тела, окраска и рисунок различных органов, строение усиков, форма крыльев и т. д. Все эти различия достаточно подробно описывались рядом авторов (Гольдшмидт, 1912, 1920, Дю Буа, 1931, Кузнецов, 1916, и др.), поэтому на описании этих различий я остановлюсь лишь постольку, поскольку это необходимо для понимания характера изменений, происшедших у интерсексов. Чтобы облегчить возможность разбираться в строении, я прилагаю рисунки основных органов, считая, что ясное изображение даст больше, чем самое подробное описание. Так как для сравнения я беру в основном три системы: крылья, половые органы (в широком смысле, т. е. половые железы, выводные протоки с придаточными железами и копулятивный аппарат) и усики, то на них мы и остановимся несколько подробнее.

Крылья

Крылья самца и самки на первый взгляд резко отличаются по величине (что в значительной степени связано с общим различием в размерах), форме и окраске.

Величина крыльев и разница в величине у самцов и самок сильно варьирует в пределах определенной расы, кроме того замечается различие и между отдельными расами. По данным Гольдшмидта

(1933), производившего измерения переднего крыла у большого количества особей, длина крыла у самки колеблется в пределах от 18 до 40 мм, у самца—от 16 до 32. В пределах отдельных рас (см. табл. 1, составленную по данным Гольдшмидта, но куда я включил только те средние, которые выведены на основании измерения большого количества особей) длина крыла у самок колеблется от 24,3 до 35,7, у самцов от 20,1 до 27,2. Для нас гораздо важнее не абсолютная величина, но отношения длины крыла самца к длине крыла самки. На табл. 1, в последней колонке, приведены эти отношения, и мы видим, что половой диморфизм в величине крыльев выражен не одинаково в разных случаях; всего менее резко он выражен у расы

Таблица 1 Tabelle 1

Средняя величина длины крыла различных рас (по Гольдшмидту)
Mittelwerte für die Länge eines Flügels bei verschiedenen Rassen (nach Goldschmidt)

№	Раса (Rasse)	♀	♂	♂:♀
1	Berlin	31,6	23,2	1:1,36
2	Portici	25,2	20,7	1:1,30
3	Buchara	29,5	22,2	1:1,32
4	Massachusets	24,3	20,1	1:1,21
5	Karuisawa	30,2	23,5	1:1,29
6	Nagano	31,9	23,1	1:1,38
7	Kofu	30,4	23,4	1:1,30
8	Matsumoto	30,1	22,6	1:1,33
9	Jida	35,7	25.7	1:1,39
10	Nanasato	34,4	25,2	1:1,37
11	Kurono 1931	29,2	22,7	1:1,29
12	Kurono 1932	34,9	26,4	1:1,32
13	Otamachi	30,9	25,3	1:1,22
14	Kaschimabara	31,8	24,9	1:1,28
15	Hachiman 1931	31,8	24,3	1:1,31
16	Hachiman 1932	33,8	26,2	1:1,29
17	Nagahama	30,9	25,0	1:1,24
18	Maibara 1931	29,0	23,0	1:1,26
19	Maibara 1932	30,5	25,3	1:1,21
20	Imazu	32,1	24,5	1:1,31
21	Katada 1931	31,0	23,9	1:1,30
22	Katada 1932	33,4	26,8	1:1,25
23	Ooshimizu	31,3	25,2	1:1,24
24	Yoshikawa 1931	30,6	24,7	1:1,24
25	Yoshikawa 1932	35,5	27,0	1:1,31
26	Tsuruga 1931	31,4	24,1	1:1,30
27	Tsuruga 1931	33,8	24,7	1:1,37
28	Uji	34,6	27,2	1:1 27
29	Hejo	32,3	21,5	1:1,50
30	Genzan	29,7	22,4	1:1,33

Массачусетс (1:1,21), наиболее резко у расы Гейо (1:1,50). Однако возможно, что эти цифры являются в известной мере случайными. Гольдшмидт приводит данные за два года. Из данных Гольдшмидта я не привожу тех, которые выведены на основании недостаточного числа особей, поэтому в моей таблице данные за два года приведены лишь для 5 рас (из 30), но и здесь мы видим значительную разницу между этими двумя числами, если же вести учет по всем данным Гольдшмидта, то эта разница в отдельных случаях будет еще резче; так, для расы Гейо с индексом для 1932 г., равным 1,50, индекс для 1931 г. будет всего 1,16, т. е. ниже даже, чем для расы Массачусетс. Таким образом на основании всех этих данных мы пока еще не имеем

возможности делать вывод о большей или меньшей выраженности полового диморфизма в величине крыльев у различных рас непарного шелкопряда.

По форме крыльев также замечается ясная разница: у самки вершина крыла более вытянута (между передним и наружным краем более острый угол), крыло более узко, что особенно резко бросается в глаза при рассматривании бабочек, сидящих со сложенными крыльями, которые в таком положении представляют собой подобие треугольника, вершиной которого является голова, а основанием—наружные края крыльев. У самца основание этого треугольника относительно гораздо больше, чем у самки. Кроме строения крыльев эта разница объясняется еще тем, что крылья самца лежат более плоско, в то время как у самки они близко прижаты к телу.

Наиболее резко бросается в глаза окраска крыльев. У самца она серая, различных оттенков в зависимости от расы, от светло-серой до коричневой и почти черной, причем особенно резко это бывает заметно на задних крыльях, очень светлых у светлых рас. Впрочем и в пределах одной и той же расы могут наблюдаться значительные колебания в оттенках окраски крыльев, что делает определение рас по окраске в достаточной степени сомнительным (Гольдшмидт, 1933). Окраска самок светлая, желтовато-белая, опять-таки разных оттенков в зависимости от расы, от почти белой у европейских до сероватой или розоватой у японских рас. В рисунке замечается различие в числе темных поперечных перевязок: у самца их 6, у самки 5, причем у самки нет второй, считая от основания крыла (Гольдшмидт, 1912). У некоторых мутаций полосы как у самок, так и у самцов могут быть выражены только на переднем крае (v. lunata).

Замечается достаточно ясное различие в строении чешуек крыла (Федерлей, 1905; Косминский, 1909, 1911) На средней части переднего крыла на верхней стороне это различие выступает особенно резко: у самцов—все чешуйки широкие с слабо выраженными зубцами, у самок имеются широкие основные и узкие кроющие. Диморфизм в чешуйках заметен и в других местах, например бахрома крыла (Емельянова, 1924).

Усики

Усики обоих полов составлены из двух основных члеников: scapus и pedicellus, не несущих отростков, и ряда члеников, несущих каждый по два отростка, передний и задний [1]. Число члеников непостоянно и колеблется у самок в пределах от 37 до 45 члеников (не считая двух первых), у самцов—от 39 до 49. Средние для самки 41,89±0,20, для самца 44,07±0,42; D=2,18; $\frac{D}{mD}=4{,}64$. Разница между средним числом члеников усика у самца и самки статистически достоверна, следовательно и в этой особенности имеется половой диморфизм, хотя и нерезко выраженный: ряды трансгрессивны. Гораздо более существенная разница замечается в окраске усиков, в длине отростков и в щетинках на отростках (табл. I, рис. 10 и 11). Усики самки черные, у самца серо-коричневые, светлые. Это относится также и к окраске чешуек на стволе усиков. Наиболее резко бросается в глаза длина отростков. По вычислениям Емельяновой (1924) длина среднего отростка у самки составляет 3—4% длины усика, а у самца—20—23%, т. е. отросгок самца относительно в 6—7 раз длиннее отростка самок. По моим вычислениям отношение длины среднего отростка к длине

[1] По положению их по отношению к телу у живой бабочки.

членика, к которому прикреплен отросток в среднем для самок составляет около 240%, для самцов—1 000% и более. Хотя отношение этих чисел в исследованиях моих и Емельяновой и не вполне совпадают вероятно вследствие того, что наблюдается колебание в средних числах для самок в зависимости от расы, а средние для самцов вообще выведены на основании измерения сравнительно небольшого числа особей, но все же из них ясно, насколько различны самец и самка непарного шелкопряда по длине отростков. Очень сильное различие заметно в числе чувствительных волосков (sensillae trichoideae). Их у самца 100—120 на средних отростках, у самки их не более 20 (Емельянова, 1924). Эти щетинки у самцов расположены правильно в два ряда и расположены более или менее перпендикулярно к оси усика, у самок они расположены в беспорядке и наклонно к оси усика. Наконец щетинка на конце отростка (sensilla chaetica) у самца длиннее, чем у самки (Гольдшмидт, 1912, Емельянова, 1924).

Половые органы (в широком смысле слова)

Половые железы самца представляют собой шарообразное тело темнокрасного цвета, от него отходят два vasa deferentia, впадающие в придаточные железы с расширением у места впадения: vesiculae seminales. Ves. seminales соединяются вместе и образуют ductus ejaculatorius, который в свою очередь впадает в penis (табл. I, рис. 5). Железа состоит из оболочки, содержащей пигмент, и из 8 спирально закрученных камер, образовавшихся из первичных двух семенников, имевших каждый по 4 камеры. В камерах находятся спермии, соединенные в пучки. Каждая камера открывается особым отверстием в vas deferens; таким образом каждый v. deferens имеет сообщение с 4 камерами. Стенки выводящих протоков самца состоят из высокого цилиндрического эпителия.

Половые железы самки парны, представлены с каждой стороны 4 яичниковыми трубками, непосредственным продолжением которых являются 4 яйцевые трубки [1]. Стенки яйцевых трубок выстланы плоским эпителием. Четыре яйцевых трубки каждой стороны соединяются вместе в яйцеводы, которые в свою очередь соединяются в один общий яйцевод (oviductus communis). В общий яйцевод впадают в следующей последовательности, считая спереди назад, проток семеприемника (receptaculum seminis)—справа, проток bursa copulatrix—слева, затем протоки клеящих желез (grandulae sebaceae). Семеприемник представляет собой небольшое тело, состоящее из извитого вытянутого отростка—glandula receptaculi, расширения, собственно семеприемника (lagaena receptaculi) и узкого протока (ductus receptaculi), впадающего в яйцевод. Glandulae sebaceae—большие трубчатые извитые железы с расширенными резервуарами, соединяющиеся в один общий проток, впадающий в общий яйцевод (табл. I, рис. 6 и 7). Непарный общий яйцевод многие авторы разделяют на 2 отдела, носящие довольно неудачные названия: задняя часть—vagina (влагалище) и передняя часть—uterus (матка). Передней границей vagina является место впадения протоков rec. seminis и b. copulatrix (Дю Буа, 1931).

Разделение общего яйцевода на участки имеет свои основания, как мы увидим из истории развития, но включение в vagina части яйцевода, в который впадают протоки b. copulatrix и r. seminis, как мы видим ниже, неправильно.

---

[1] То, что другими авторами описывается под общим названием яйцевых трубок (Кузнецов, 1915), является сложным образованием, в которое входят 2 части разного происхождения: части яичника и яйцеводы; первые я называю яичниковыми трубками, вторые—яйцевыми трубками.

Копулятивный аппарат и связанные с ним хитиновые части у самца (табл. I, рис. 1 и 2) представлены видоизмененным кольцом IX сегмента, сплошным, не разделенным на тергит и стернит, с выпячиванием вперед на нижней стороне—saccus и с расширением на спинной стороне, идущим назад,—tegumen. Назад от tegumen отходит непарный тонкий, заостренный на конце uncus. По бокам от хитинового кольца IX сегмента отходят расширенные у основания и вытянутые к концу образования—valvae. Примерно в середине заднего конца тела, ограниченного кольцом IX сегмента и затянутого тонкой хитиновой перепонкой, находится утолщенное хитиновое кольцо—vallum penis, окружающее penis. Под uncus на конусообразно вытянутом возвышении находится анальное отверстие.

Копулятивный аппарат самки и прилежащие к нему хитиновые части представлены следующими образованиями (табл. I, рис. 3 и 4). Видоизмененный тергит VIII сегмента с сильно выдающимися вперед тонкими хитиновыми впячиваниями—apophyses anteriores. За ним непосредственно позади, соединенные с ним тонкой хитиновой перепонкой следуют papillae anales, — сложное образование, также с отходящими вперед тонкими хитиновыми впячиваниями (apophyses posteriores). Между papillae anales расположено анальное отверстие. С брюшной стороны на VIII сегменте имеется отверстие—ostium bursae copulatricis, ведущее в мешкообразную bursa copulatrix, тонким протоком соединяющуюся с oviductus communis. Ostium bursae окружено открытым сзади подковообразным сильно хитинизированным возвышением lamella antevaginalis. С брюшной стороны к papillae anales прилегает морщинистое образование, кпереди расширенное и утолщенное, кзади суженное и разделенное продольной складкой—papillae gentales, на заднем конце которого находится заднее половое отверстие, лежащее непосредственно под anus.

Мы видим, что наиболее сильные различия наблюдаются в строении частей, непосредственно связанных с половой системой. Для разрешения вопросов, связанных с различными типами проявления интерсексуальности, нам необходимо знать точную гомологию отдельных частей мужского и женского организмов. Как видно из описания, наибольшие затруднения должны встретиться при рассмотрении копулятивного аппарата и связанных с ним хитиновых частей, так как они настолько различны у самцов и самок, что установить гомологию на основании строения взрослых животных едва ли представляется возможным. Только тщательное изучение истории развития даст нам возможность иметь суждение о гомологии некоторых частей. С другой стороны, половой аппарат непарного шелкопряда настолько специализован, что приходится ряд вопросов разрешать на основании исследования строения других более примитивных видов. Но сравнительноанатомические и эмбриологические данные не всегда достаточны, когда отдельные части мужского и женского организмов очень различны, а ход развития крайне усложнен. Тогда мы должны обратиться к рассмотрению различных степеней интерсексуальности. Если сравнительноантомические и эмбриологические данные помогают нам разобраться в явлениях интерсексуальности, то, с другой стороны, изучение морфологии интерсексов дает нам возможность судить, какие из выведенных на основании сравнительноанатомического и эмбриологического материала заключений являются наиболее правильными. Таким образом соединение всех трех методов даст нам возможность установить правильную гомологию отдельных частей.

Следовательно нам необходимо для правильного суждения об интерсексуальности рассмотреть историю развития исследуемых нами

органов, рассмотреть характер изменения у интерсексов и после установления гомологии различных частей организма самца и самки сделать окончательные выводы о ходе интерсексуальных превращений.

III. РАЗВИТИЕ ОРГАНОВ, В КОТОРЫХ ИМЕЕТСЯ РАЗЛИЧИЕ МЕЖДУ САМЦАМИ И САМКАМИ

Крылья и усики представлены вплоть до последних дней перед закукливанием имагинальными дисками. Затем развитие их идет очень быстро, к моменту превращения в куколку эти органы имеют более или менее ясно выраженную форму органов взрослого насекомого.

Развитие усиков[1]

Зачатки усиков самца и самки у куколки незначительно разнятся друг от друга. Они представляют собой плоские образования, в общем напоминающие у обоих полов контур мужского усика. Эти зачатки несколько уже у самки и гораздо более выпуклы у самца. Рассматривая детально оболочку куколки, мы видим на ней два резко отграниченных участка (табл. II, рис. 16) один из них, внутренний (обращенный к ножкам), занимающий приблизительно $^1/_3$ всей поверхности, отличается рядом ясно заметных параллельных полос, идущих приблизительно перпендикулярно к внутреннему краю оболочки усика. На остальной части заметны неясно выраженные полосы, которые отходят от концов полос внутреннего участка под некоторым углом в направлении к наружному краю и к основанию крыла. Эти полосы являются уже указанием на последующее расчленение усика. Внутренний участок—место, где начинается диференцировка отростков. На разрезе хитиновая оболочка зачатка усика представляет собой у самки род треугольника, одна сторона (самая большая) которого будет наружная часть оболочки, а две внутренних образуют очень тупой угол. Эта форма сильно изменена у самцов, так как наружная часть оболочки у них очень выпукла. Таким образом мы имеем на внутренней стороне усика продольно идущее ребро. Это ребро является следствием давления прилегающих органов и значения для образования усика не имеет (в противоположность утверждению Гольдшмидта, 1922).

Первоначальный зачаток усика у только что образовавшейся куколки представляет собой мешок, плотно прилегающий к оболочке, на котором однако уже заметна та же диференцировка, которая выражена на наружной оболочке. Как мы видим, на этой стадии зачатки у самки и у самца еще в основном очень сходны, несколько лишь отличаясь по форме. Дальнейшая диференцировка идет у самцов и самок различно. У самок мы прежде всего замечаем, что края зачатка, внутренний и наружный, начинают отступать от краев оболочки. Происходит процесс, который мы назовем процессом „стягивания". Далее, когда процесс стягивания уже достаточно продвинулся, мы замечаем на тех участках зачатка усика, которые соответствуют внутреннему участку оболочки усика, на внутреннем и наружном краях появление легкой вырезанности, в результате чего появляются зубцы. Место этих зубцов соответствует краям тех поперечных полос, которые мы видели на оболочке куколки. Зубцы или выпуклости, соответствующие наружной части внутреннего участка оболочки, дают

[1] Развитие усиков у непарного шелкопряда описано Гольдшмидтом (1922, 1924) и мной (1924, 1927).

начало передним отросткам, соответствующие внутренним (краевым) частям оболочки дают начало задним отросткам; часть зачатка усика, соответствующая внутреннему участку оболочки, образует участок усика, лежащий у взрослой бабочки на нижней стороне между отростками, а также внутреннюю сторону отростков. После образования зубцов или выпуклостей начинается новый процесс, процесс „вырезания". В то же время интенсивно идет и процесс стягивания. В результате этих двух процессов ствол усика все более утончается, а отростки становятся все длиннее. К моменту начала образования отростков расс оянне между передними и задними сравнительно очень невелико. Процесс стягивания и после момента начала образования отростков идет настолько интенсивно, что к концу диференцировки длина отростков плюс толщина стебля все же значительно меньше, чем ширина зачатка в момент начала образования отростков. Таким образом окончательная форма усика определяется двумя основными процессами, процессом „стягивания" и процессом „вырезания", причем первый преобладает. К концу развития усик занимает сравнительно небольшую часть оболочки (рис. 3).

Другим путем идет развитие усиков у самцов. Здесь, наоборот, преобладает процесс вырезания, хотя в незначительной мере имеет место и процесс стягивания. В результате этого отростки у самца значительно длиннее. Ввиду того что процесс стягивания происходит очень медленно, расстояние между зачатками передних и задних отростков довольно значительно; хотя задние отростки диференцируются по стороне зачатка, обращенной внутрь куколки, более плоской, а передние — по наружной, более выпуклой, вследствие чего они изогнуты, а задние более прямые, но все же передние в результате этого несколько короче задних. Однако у взрослого самца длина передних и задних отростков приблизительно одинакова. Это объясняется ростом отростков в длину в конце развития. В самом деле на определенной стадии, когда отростки уже образовались и ствол усика принял уже почти окончательную толщину, концы передних отростков строго соответствуют тому месту оболочки усика, где началось их образование, т. е. наружному краю внутреннего участка оболочки. В дальнейшем концы отростков продвигаются к внутреннему, обращенному к ножкам краю оболочки. Ввиду того что отодвигания ствола усика от наружного края оболочки не происходит, это передвигание концов отростков можно объяснить только ростом отростков в длину. При этом первоначально прямые отростки, как передние, так и задние, утончаются и несколько изгибаются. Таким образом очевидно происходит также и некоторый рост задних отростков. В результате этих процессов длина отростков переднего и заднего ряда уравнивается. Не исключаются такие же явления и у самки, где первоначальная разница в длине отростков не велика ввиду происшедшего ранее в результате стягивания и сужения участка, соответствующего внутренней части наружной оболочки усика, но все же существует, а к концу развития эта разница выравнивается. Таким образом мы видим, что процессы, приводящие к столь большому различию в строении усиков взрослых самцов и самок, по существу одни и те же: стягивание и вырезание, но у самок преобладает первый, а у самцов — второй. Гольдшмидт в своей работе перепутал передние и задние отростки; на основании моих замечаний он (1924,5) сделал поправку; однако при этом сваливает всю вину на художника, рисовавшего с препаратов, и уверяет, что в тексте у него все сказано правильно. Из этого выходит порядочная путаница и многое становится совершенно непонятным. Так, на стр. 151 Гольдшмидт пи-

шет, что „закладка внутреннего ряда (переднего по нашей терминологии) становится видна в виде эпителиальных возвышений, возникающих вдоль ребра на внутренней поверхности зачатков усиков". Из этого места ясно, что по Гольдшмидту передние отростки возникают на внутренней части зачатка, а не наружной, как это следует из наших наблюдений.

Таким образом, чтобы понимать правильно наблюдения Гольдшмидта, мы должны сделать исправления не только в рисунках (где

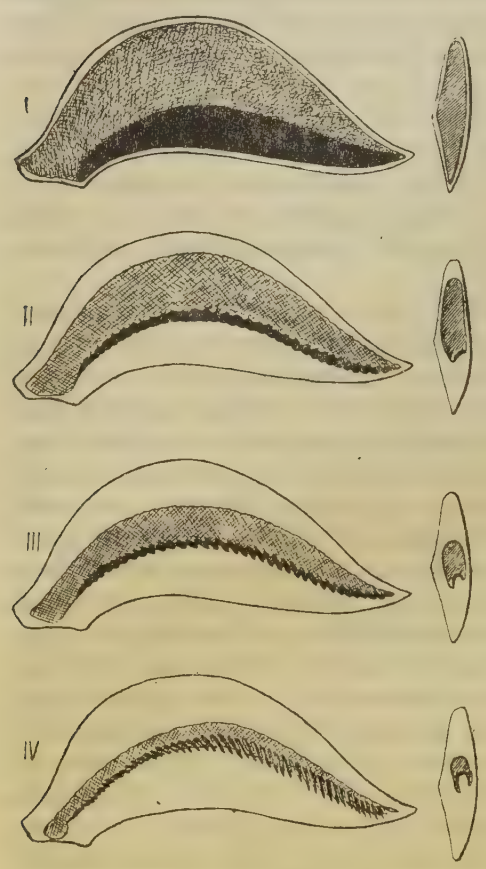


Рис. 3. Четыре стадии развития усика самки; несколько схематизировано. Слева вид снаружи, справа в разрезе. Черным обозначены части, развивающиеся из внутреннего участка наружной стороны зачатка.

Abb. 3. Vier Stadien der Entwicklung der Antennen beim Weibchen: etwas schematisiert. Links Aussenansicht, rechts im Schnitt. Schwarz gefärbt sind die aus der inneren Partie der Aussenseite der Anlage sich entwickelnden Teile

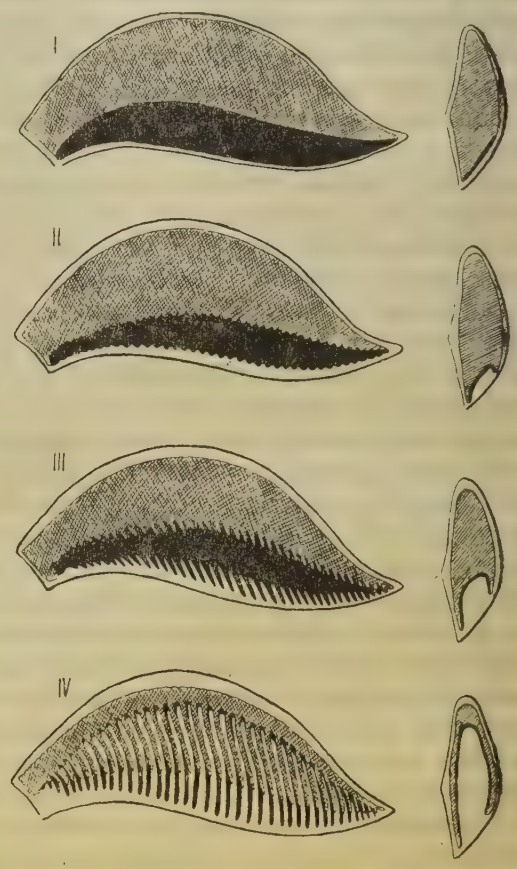


Рис. 4. Четыре стадии развития усика самца, несколько схематизировано. Слева вид снаружи, справа в разрезе. Черным обозначены части, развивающиеся из внутреннего участка наружной стороны зачатка.

Abb. 4. Vier Stadien der Entwicklung der Antennen beim Männchen, etwas schematisiert. Links Aussenansicht, rechts im Schnitt. Schwarz gefärbt sind die aus der inneren Partie der Aussenseite der Anlage sich entwickelnden Teile

нужно считать, что зачатки усиков расположены так, как они видны при рассматривании снаружи, а не изнутри, как это сказано у Гольдшмидта), но и в тексте во всех тех случаях, где дело идет о положении в куколке наружных (задних) и внутренних (передних) отростков. Везде надо читать, что внутренние (у бабочки) отростки у куколки закладываются на наружной стороне зачатка усика. В своей сводке Гольдшмидт (1931) снова путает: описывая развитие усиков, он называет задние отростки внутренними (стр. 58), не указывая, что они являются внутренними только по положению у куколки, а у ба-

бочки будут, наоборот, наружными. Дальнейшее изложение является совершенно непонятным: он пишет, что у самцов-интерсексов внешний ряд отростков становится женским (стр. 61). В то же время в начале главы (стр. 55) он указывает, что обозначение отростков определяется при естественном положении усиков на голове. Если так обозначить отростки, то у интерсексов будут изменены внутренние (передние) отростки, а не наружные[1].

Разногласие между моими взглядами и взглядами Гольдшмидта на развитие усиков заключается кроме указанного еще в том, что по его мнению существует принципиальная разница между развитием передних и задних отростков у самцов: первые по его мнению растут, вторые — „вырезаются". Но если передние отростки растут, а не вырезаются, то как объяснить сужение передней поверхности ствола усика? Очевидно по Гольдшмидту здесь происходит явление, схожее с тем, что происходит у самки, только стягивание происходит с одного края, в то время как на другой стороне ствола этого стягивания почти не происходит. Мои наблюдения показывают, что на соответствующих стадиях развития передние отростки не отличимы по форме и строению от задних. Нет никакой надобности допускать для них особый ход развития, тем более что не ясно, за счет чего тогда должен итти рост этих отростков. Если за счет передиференцировки стенки зачатка, то это и будет то же явление, что и на задней стороне зачатка, т. е. вырезание. Если же за счет усиленного размножения клеток, то едва ли вероятно, чтобы, в то время как во всем органе идет передиференцировка клеток, в одном участке шло усиленное размножение, причем два совершенно одинаковых по результатам и морфологически сходных в течение всего развития процесса—диференцировка переднего и заднего отростков усика—шли бы столь различным путем. На основании этих соображений, хотя и не было проверено, происходит ли усиленное деление клеток на этом участке, я считаю наше объяснение образования отростков более правильным. Мы встречаемся в дальнейшем с ростом, но опять-таки повидимому не вследствие размножения клеток, а вследствие передиференцировки: первоначально более толстые отростки становятся тонкими.

Какой способ образования мы должны признать первичным? Без всякого сомнения развитие усиков у самца. На это указывают и строение оболочки куколки и сравнение с другими близкими видами, где половой диморфизм выражен не так резко. Там везде усики самки приближаются к типу самца.

Развитие полового аппарата

Половые железы самца и самки ясно различимы уже в гусенице. Они представляют собой небольшие желтоватые тела, лежащие неглубоко под кожей, над кишечником на VIII (V брюшном) сегменте гусеницы.

Семенники у гусеницы относительно гораздо больше, чем яичники. Вскоре после закукливания оба семенника срастаются. Развитие половых продуктов у самцов заканчивается еще на стадии гусеницы. Если в куколке еще и происходит развитие небольшого количества половых клеток, то повидимому они в большинстве случаев уже не дают нормальных спермиев. Специальных наблюдений над непарным шелко-

[1] В работе 1927 г. Гольдшмидт, применяя нашу терминологию, говорит, что изменяются передние отростки.

прядом не производилось, но у тутового шелкопряда, где процесс образования половых продуктов у самца приблизительно совпадает с тем, что мы наблюдаем у непарного шелкопряда, на стадии куколки образуются преимущественно неспособные к оплодотворению (apyrene) спермии (Махида, 1929).

Развитие половых продуктов у самки сильно запаздывает сравнительно с тем, что мы имеем у самца. Яичниковые трубки образуются только на последней стадии развития гусеницы, освобождаются от оболочки только в куколке, а полное развитие яиц падает уже на вторую половину жизни куколки.

У гусениц от половых желез как самца, так и самки идут тяжи к зачаткам выводного полового аппарата. У самца эти тяжи соединены с герольдовым органом, у самки—с зародышевыми дисками VIII (брюшного) сегмента.

Развитие наружного полового аппарата и прилежащих к нему протоков у непарного шелкопряда прослежено Дю Буа (1931), мной (1927, 1929), у других бабочек Версоном и Биссон (1896), Цандером (1903), мной (1927), Говоровой (1930) и др.

Зачаточные наружные половые органы самца представляют собой так называемый герольдов орган—грушевидное тело, состоящее из трех основных частей: мешка, открывающегося очень узким отверстием наружу на IX сегменте и обращенного вперед, лежащего приблизительно параллельно стенке тела, и двух пузырьков, прилегающих к нему, спереди к этим пузырькам прикреплены тяжи, идущие от половых желез (рис. см. у Дю-Буа, 1931). В мешке замечается первоначально пара, потом две пары впячиваний. Относительно происхождения этих впячиваний существуют разногласия. Цандер на основании исследования Paraponyx определенно утверждает, что две пары впячиваний образуются из первоначальной одной пары. Версон (для B. mori) высказывается очень неопределенно, хотя из его рисунков довольно ясно видно расщепление первоначального одного зачатка каждой стороны. Мне на B. mori приходилось наблюдать все стадии расщепления от первоначальной небольшой щели до полного разделения.

Совершенно особого мнения придерживается Дю-Буа. По ее мнению вторая пара зачатков отщепляется от прилегающих к мешку герольдова органа пузырьков, которые прочие авторы считают расширенной частью мезодермальных тяжей, идущих от половых желез к герольдову органу. Свои наблюдения Дю-Буа иллюстрирует соответственным рисунком, из которого видно, что от этих пузырьков отделяется складка. На следующем рисунке Дю-Буа представлены уже герольдов орган с двумя парами выпячиваний и с простыми не складчатыми пузырьками.

Относительно дальнейшей судьбы двух пар зачатков особых разногласий не существует. Большинство авторов сходится на том, что из более близких к отверстию герольдова органа (задних) зачатков развиваются valvae, из передних penis. Версон считает, что из задних зачатков развивается у тутового шелкопряда vallum penis. Откуда берутся valvae, он не указывает. Это наблюдение явно ошибочно. Версон упустил из наблюдения тот момент, когда зачатки valvae быстро выворачиваются наружу (Косминский, 1927).

Uncus развивается из первоначально парных зачатков, лежащих по бокам anus (табл. II, рис. 4 u), потом постепенно переходящих на спинную сторону по отношению anus, сливающихся по средней линии и дающих вырост — собственно uncus (Косминский, 1927, 1929, Говорова, 1930) (табл. II, рис. 5—8).

Развитие выводящих протоков наиболее подробно обследовано Версоном для тутового шелкопряда. Первоначально плотные тяжи имеют утолщения на концах (у семенника и у герольдова органа), в этих утолщениях появляется полость и образуются пузырьки. Передний, прилегающий к семеннику пузырек образует ту часть выводного протока, в который открываются камеры семенника[1]. Более сложное превращение испытывают задние пузырьки, они образуют складки, в некоторой части срастаются и в результате, соединяясь с впячиванием, идущим от penis, дают ductus ejaculatorius, а парные несросшиеся части дают придаточные железы и vesiculae seminares. Первоначально плотные тяжи, идущие от семенников к герольдову органу, получают полость внутри, образуются трубки — vasa deferentia. Противоречия с этими данными мы находим у Дю Буа. На одно я уже указывал: на происхождение зачатков penis из задних пузырьков. Далее Дю Буа утверждает, что vasa deferentia растут от герольдова органа к семенникам, а тяжи служат лишь как „Leitband". Доказательств этому она не приводит, в то время как Версон дает подробное описание тому, каким путем идет превращение первоначально плотных тяжей в трубки. Из кратких указаний Дю Буа неясно, откуда происходит конечная часть vas deferens, в которую открываются камеры семенника, из vasa deferentia, растущих от герольдова органа, или из первичных утолщений тяжей.

У самки имеются на стадии гусеницы две пары имагинальных дисков, расположенных на брюшной стороне: одна на VIII, другая на IX (брюшном) сегментах. К передним имагинальным дискам прикреплены тяжи, идущие от половых желез (Дю Буа, 1931).—У тутового шелкопряда эти тяжи прикрепляются независимо от имагинальных дисков к краю VIII сегмента (Версон, 1896). В дальнейшем при развитии происходит сближение всех дисков. В результате этого сближения и открытия имагинальных дисков наружу получаются два отверстия— переднее и заднее, лежащие близко одно от другого на дне небольшой щели, в которую входит складка куколочной оболочки. Вследствие сближения дисков происходит резкое изменение формы VIII и IX сегментов, они сильно суживаются на брюшной стороне, а X сегмент, наоборот, оказывается расширен, в то время как у самца ширина сегментов оказывается более или менее равномерной; эти особенности ясно видны на куколке (табл. I, рис. 8 и 9). В дальнейшем происходит отодвигание заднего отверстия назад вплоть до anus.

К моменту закукливания обе пары имагинальных дисков сливаются попарно и образуют два пузырька—передний и задний, тесно прилегающих друг к другу. Дальнейшие процессы описаны Дю Буа, но описание это довольно неясно. Она пишет, что одновременно с появлением на заднем пузырьке выпячиваний зачатков glandulae sebaceae, а на переднем зачатков bursa copulatrix и rec. seminis „zieht sich die zwischen beiden Blasen liegende Zone zu einem blinden Kanal aus dem späteren Uterus". Далее в результате смещения заднего полового отверстия назад по мнению Дю Буа идет вытягивание переднего пузырька в канал (vagina), на котором сидят gl. sebaceae. Здесь не совсем понятно, как происходит соединение двух пузырьков, почему gl. sebaceae оказываются вдруг на канале, происходящем от переднего пузырька. Возможно, что здесь опечатка или описка и следует читать не переднего, но заднего. По Версону у ту-

[1] По исследованиям Сато (1932) в состав передней стенки этого пузырька повидимому входит так наз. Eiröhrenstiel, соединяющийся с vas deferens на более поздней стадии развития. В эту часть выводного протока, происходящую из Eiröhrenstiel, открываются камеры семенника. У самки из Eiröhrenstiel развиваются яйцевые трубки.

тового шелкопряда задние имагинальные диски дают начало только придаточным железам и никакого участия в образовании vagina не принимают (стр. 682), а весь общий яйцевод развивается из передних зачатков и прилежащих частей. Опыты Умейа (1927) с экстирпацией и пересадкой имагинальных дисков ясно показали, что у тутового шелкопряда около $^2/_3$ общего яйцевода образуются из передних дисков, а около $^1/_3$ — из задних: при удалении передних дисков недоразвивается $^2/_3$ яйцевода, при удалении задних — $^1/_3$. Таким образом мы должны принять, что общий яйцевод происходит из обеих пар имагинальных дисков, и отвергнуть положение Версона. Предположение Дю Буа, высказанное в главе о гомологиях, что uterus (т. е. передняя часть общего яйцевода) образуется из дисков IX сегмента, опровергается данными Умейа. Трудно представить, чтобы при полном сходстве в основном строении женского полового аппарата у самки тутового и непарного шелкопряда развитие его шло бы столь различным путем у того и другого вида[1]. Развитие apophyses происходит путем впячивания межсегментных участков сначала в виде небольших сильно пигментированных карманчиков (табл. II, рис. 1 и 2).

Papillae anales развивается из зачатков по бокам anus, очень схожих с зачатками uncus у самца (табл. II, рис. 3, p.a). Они становятся все выпуклее и постепенно принимают окончательную форму. Ввиду сильного выпячивания anus вперед (образование анального конуса) зачатки, первоначально обращенные своей поверхностью назад, оказываются обращенными в стороны.

Papillae genitales диференцируются тоже только на стадии куколки (табл. II, рис. 3, p.g). Они на ранних стадиях представлены в виде белой зоны на IX сегменте. В дальнейшем эта зона становится выпуклой и принимает постепенно характерную форму pap. genitales вместе с общим изменением IX сегмента, связанным с передвижением заднего полового отверстия по направлению к anus.

Для нас особый интерес представляет время диференцировки отдельных органов.

Половые различия заметны уже у только что вылупившихся гусениц (Дю Буа), они касаются зачатков копулятивного и выводного аппарата половых органов, — это герольдов орган самца и имагинальные диски VIII и IX сегментов самки. Ясно, что в этом направлении половая диференцировка идет еще во время эмбрионального развития. В период развития гусеницы эти зачатки претерпевают мало изменений, главным образом увеличиваются в объеме. Некоторая диференцировка замечается только в герольдовом органе и в тяжах, идущих от половых желез к зачаткам копулятивного аппарата. В герольдовом органе в конце V возраста[2] гусеницы появляется вторая пара зачатков (зачатки penis). В тяжах в обоих концевых утолщениях появляется полость.

Интенсивное развитие и диференцировку мы наблюдаем на стадии гусеницы только в половых железах, в особенности в семеннике. Здесь нужно подчеркнуть значительно более быстрое окончание диференцировки половых продуктов у самцов, а также неодновременное развитие их у каждого пола.

Окончательная диференцировка большинства органов, в которых отмечается половой диморфизм, падает на последние дни жизни гу-

---

[1] Исследование развития дериватов зародышевых дисков VIII и IX сегментов у куколки непарного шелкопряда, произведенное мной в 1934 г., показало, что передняя часть oviductus communis с bursa copulatrix и receptaculum seminis развивается из дисков VIII сегмента, а задняя с glandulae sebaceae—из дисков IX сегмента.

[2] По моим исследованиям (см. ниже). По Дю Буа—на IV.

сениц и на куколку. К моменту превращения гусеницы в куколку уже определена форма крыльев и усиков. Более детальная диференцировка начинается в куколке. Так, первые начальные стадии диференцировки усиков (стягивание у самок и вырезание у самцов) я наблюдал в одной серии через 60 часов после превращения в куколку. Полное окончание процесса вырезания и стягивания в этой серии отмечалось у куколок в возрасте около 160 часов и наконец окончательную форму усики принимали через 200 часов после превращения в куколку. В другой серии первые признаки диференцировки обнаружены уже в возрасте 42 часов, а у 102-часовой куколки мы наблюдали уже вполне развитые усики. Такая большая разница между двумя сериями объясняется значительно более высокой температурой, при которой находились куколки второй серии. Так же быстро идет диференцировка копулятивного аппарата. Диференцировка половых протоков придаточных желез и половых отверстий у самки начинается еще на стадии гусеницы, к моменту закукливания мы имеем налицо уже слившиеся попарно имагинальные диски, у 6-часовой куколки уже все диски слиты вместе и намечены зачатки gl. sebaceae, b. copulatrix и rec. seminis. У 66-часовой куколки мы имеем все отделы уже почти в готовом виде (Дю Буа). Значительно позднее диференцируются papillae anales и pap. genitales. Еще у 48-часовой (по нашим наблюдениям—2-я серия) куколки pap. genitales находятся приблизительно в том же состоянии и положении по отношению к другим частям, как и в самом начале развития куколки. Только белое поле, из которого образуются pap. genitales, имеет другую форму вследствие передвижения заднего полового отверстия. По Дю Буа у 72-часовой куколки уже ясно намечены pap. genitales и anales, занимающие приблизительно то же положение, что и у взрослой бабочки по отношению к половому и анальному отверстиям; самые отверстия эти, правда, еще направлены не вполне назад благодаря тому, что конечный выступ куколки еще только начал втягиваться. Диференцировка apophyses повидимому начинается значительно позже, у 96-часовой куколки мы видим в складке между сегментами только небольшие, сильно пигментированные впячивания (табл. II, рис. 1 и 2).

У 48-часового самца мы видим уже сильно выступающие valvae, (табл. II, рис. 4, v), однако еще не выделившие утонченных концов, и зачатки uncus, уже начавшие продвигаться назад и сходиться по средней линии (табл. II рис. 4, u). 48-часовая стадия у Дю Буа еще менее ушла вперед сравнительно с нашей, там еще valvae имеют более или менее первичную форму, а зачатков uncus еще разобрать нельзя[1]. Время развития половых протоков у непарного шелкопряда не исследовано; относительно дериватов герольдова органа можно сказать то же, что сказано относительно протоков и половых отверстий у самок. Начало быстрой диференцировки падает еще на последние моменты до сбрасывания гусеницей шкурки, и в только что образовавшейся куколке мы видим уже значительные изменения сравнительно с тем, что имелось у гусеницы на V возрасте. Я уже раньше указывал, что медленная диференцировка частей герольдова органа идет еще на стадии гусеницы.

Закладка кольца IX сегмента и saccus по Дю Буа начинается поздно, первые намеки на образование их наблюдаются у 72-часовой куколки.

---

[1] Резкого отграничения от окружающих частей зачатков uncus, какое я замечал на наших куколках, Дю Буа на наблюдала, по крайней мере в этом отношении ее рисунки очень сильно разнятся от моих.

Таблица 2 Tabelle 2

Сроки морфологической диференцировки органов у самца и самки
Dauer der morphologischen Differenzierung der Organe der Männchen und der Weibchen.

Орган Organ	Начало Anfang	Конец Ende
	Самцы Männchen	
1. Половые продукты Geschlechtsprodukten	1. Стадия гусеницы Raupenstadium	1. У возрастной гусеницы (в основном) Nach der 4. Hautung
2. Valvae и penis.	2. Стадия гусеницы; усиленная диференцировка перед превращением в куколку Raupenstadium; starke Differenzierung vor der Verpuppung	2. 6—7-й день развития куколки 6—7 Tag des Puppenstadiums
3 Uncus а) Передвижение зачатков Verschiebung der Anlagen	а) 2-й день развития куколки 2 Tag des Puppenstadiums	а) 4-й день развит. куколки 4 Tag des Puppenstadiums
б) Образование выроста Bildung des Anwuchses	б) 4-й день развития куколки 4 Tag des Puppenstadiums	б) 6-й день развития куколки 6 Tag des Puppenstadiums
4. Saccus и кольцо IX сегмента Saccus und Ring des 9 Segm.	4. 3-й день развития куколки 3 Tag des Puppenstadiums	
5. Усики Antennen а) Общая форма Allgemeine Form	а) Последние дни стадии гусеницы Letzte Tage des Raupenstadium	а) Превращение в куколку Verpuppung
б) Отростки Fiedern	б) 2—4-й день развития куколки 2—4 Tag des Puppenstadiums.	б) 5—7-й день развития куколки 5—7 Tag des Puppenstadiums
	Самки Weibchen	
1. Половые продукты Geschlechtsprodukte	1. Стадия гусеницы Raupenstadium	1. Вторая половина развития куколки Ende des Puppenstadiums
2. Яйцевые трубки Eiröhren	2. Последние дни развития гусеницы Letzte Tage des Raupenstadiums	
3. Oviductus communis	3. Перед превращением в куколку Vor der Verpuppung	3. 4-й день развития куколки 4 Tag des Puppenstadiums
4. Bursa copulatrix и receptaculum seminis	4. Первые часы развития куколки Erste Stunden der Puppenentwicklung	4. 4—5-й день развития куколки 4—5 Tag des Puppenstadiums
5. Половые отверстия Geschlechtsöffnungen	5. Превращение в куколку Verpuppung	5. 4-й день развития куколки 4 Tag des Puppenstadiums
6. Papillae anales	6. 2—3-й день развития куколки 2—3 Tag des Puppenstadiums	6. 4-й день развития куколки 4. Tag des Puppenstadiums
7. Papillae genitales	7. ?	7. 5 день развития куколки 5. Tag des Puppenstadiums
8. Apophyses	8. 4-й день развития куколки 4 Tag des Puppenstadiums	8. ?
9. Усики Antennen а) Общая форма Algemeine Form	а) Последние дни стадии гусеницы Letzte Tage des Raupenstadiums	а) Превращение в куколку Verpuppung
б) Стягивание Zusammenschrumpfung	б) 2—4-й день развития куколки 2—4 Tag des Puppenstadiums	б) 5—7-й день развития куколки 5—7 Tag des Puppenstadiums
в) Отростки Fiedern	в) 3—5-й день развития куколки 3—5 Tag des Puppenstadiums	в) 5—7-й день развития куколки 5—7 Tag des Puppenstadiums

Таким образом мы для обоих полов можем установить определенную последовательность морфологической диференцировки различных органов (табл. 2).

Конечно приводимые сроки недостаточно точны, так как они составлены по данным различных авторов (Дю Буа и моим), производивших наблюдения при различной и колеблющейся температуре. Поэтому и колебания в сроках довольно значительны. Для разрешения вопроса о „поворотном пункте“ для нас важно знать не абсолютные сроки развития отдельных органов, но отношение во времени между различными этапами развития разных органов. Для этой цели были мной поставлены в 1934 г. специальные исследования на куколках самцов и самок, причем все развитие разбито на 8 последовательных стадий. Стадии эти различны по продолжительности, но каждая из них характеризуется началом или концом диференцировки какого-либо органа. Полученные данные сведены на табл. 3 и 4. Сопоставляя данные табл. 2, 3 и 4, мы имеем возможность с достаточной достоверностью судить, какие органы начинают диференцироваться раньше и какие позднее.

Мы видим, что позже всего начинается диференцировка окраски, причем окраска хитина идет не одновременно на разных местах: так, на усиках отростки окрашиваются раньше ствола. В копулятивном аппарате сравнительно поздно начинается диференцировка saccus у самца и apophyses у самок. Некоторые органы появляются у куколок с самого начала в виде зачатков, не имеющихся у гусеницы, которые до начала окончательной диференцировки претерпевают некоторые, иногда довольно значительные, перемещения (зачатки uncus

Таблица 3 Tabelle 3

Сроки морфологической диференцировки органов самца в куколке
Die Dauer der morphologischen Differenzierung der Organe beim Männchen in der Puppe

♂				III	IV	V	VI	VII	VII
Усики Antennen	Отростки (вырезание) Fiedern (Ausschneiden)	—	+	+	+	+	++	++	++
	Sensillae	—	—	—	—	+	+	++	++
	Чешуйки Schuppen	—	—	—	+	+	+	++	++
	Окраска ствола Färbung des Fühlerschaftes	—	—	—	—	—	—	—	+
	Окраска отростков Färbung der Fiedern	—	—	—	—	—	—	+	++
Крылья Flügel	Чешуйки Schuppen	—	—	—	+	+	+	++	++
	Рисунок и окраска Färbung und Zeichnung	—	—	—	—	—	—	—	+
Копулятивный аппарат Kopulationsapparat	Uncus	—	—	+	+	+	++	++	++
	Penis	+	+	+	+	+	++	++	++
	Valvae (отростки) (Fortsätze)	—	—	—	+	+	++	++	++
	Saccus	—	—	—	—	+	++	++	++
	Окраска хитина Färbung das Chitins	—	—	—	—	—	+	+	++

Примечание. — диференцировка не началась, + диференцировка идет, ++ диференцировка кончилась.

Bemerkung. — die Differenzierung ist noch nicht begonnen, + die Differenzierung ist im Gange, ++ die Differenzierung ist beendet.

Таблица 4. Tabelle 4

Сроки морфологической диференцировки органов самки в куколке
Die Dauer der morpologischen Differenzierung der Organe beim Weibchen in der Puppe

♀		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Усики Antennen	Стягивание Zusammenschrumpfung	—	+	+	+	+	++	++	++
	Вырезание Ausschneiden	—	—	+	+	+	++	++	++
	Sensillae	—	—	—	—	+	+	++	++
	Чешуйки Schuppen	—	—	—	+	+	+	++	++
	Окраска ствола Färbung des Fühlerschaftes	—	—	—	—	—	—	—	+
	Окраска отростков Färbung der Fiedern	—	—	—	—	—	—	+	++
Крылья Flügel	Чешуйки Schuppen	—	—	—	+	+	+	++	++
	Рисунок и окраска Färbung und Zeichnung	—	—	—	—	—	—	—	+
Копулятивный аппарат Kopulationsapparat	Papillae anales	—	—	+	+	+	++	++	++
	Papillae genitales	—	—	+	+	+	++	++	++
	Apophyses	—	—	—	—	+	+	++	++
	Lamella antevaginalis	—	—	—	—	+	+	++	++

Примечание. — диференцировка не началась, + диференцировка идет, ++ диференцировка закончена.

Bemerkung. — die Differenzierung ist noch nicht begonnen, + die Differenzierung ist im Gange, ++ die Differenzierung ist beendet.

у самца); в таких случаях можно было бы начало диференцировки отметить в период закукливания; в табл. 3 и 4 отмечается только момент, когда орган начинает принимать окончательную форму. Для uncus в частности это соответствует тому моменту, когда два зачатка слились и появляется непарный отросток. Вообще начало такой „предварительной“ диференцировки падает в большинстве случаев на период превращения в куколку (табл. 2), но некоторые органы, как например saccus и apophyses, ничем не отмечены на ранних стадиях и начало их диференцировки совпадает с моментом, указанным на табл. 3 и 4.

Особо следует отметить, что чрезвычайно рано замечается половой диморфизм в расположении зачатков копулятивного аппарата и половых протоков (герольдов орган у самца и имагинальные диски VIII и IX сегментов у самки).

IV. ИЗМЕНЕНИЯ В РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАХ ОРГАНОВ САМЦОВ-ИНТЕРСЕКСОВ НАШИХ ЛИНИЙ

Уже в моих прежних работах (1930, 16, 17) я указывал, что в изменениях в сторону другого пола в отдельных органах у моих интерсексов наблюдается полное сходство с теми изменениями, которые наблюдались Гольдшмидтом у самцов-интерсексов, полученных в результате скрещиваний между слабыми и сильными расами. Не везде мы к сожалению можем провести полное сравнение, так как у Гольдшмидта не для всех систем органов приводится достаточно полное описание, но во всех случаях, где было возможно сравнение, мы за-

мечаем очень большое сходство. Очень немногие отдельные изменения замечены у моих интерсексов, которых не было у интерсексов Гольдшмидта, и только одно изменение отмечено Гольдшмидтом, которое у моих интерсексов не наблюдалось. Рассмотрим подробнее полученные изменения по трем основным отделам: крыльям, усикам и половым органам.

Крылья

Первые следы интерсексуальности замечаются в виде небольших участков женского строения (окраска и форма чешуек). Эти участки могут быть очень разнообразны по величине и по положению, могут встречаться как на нижней, так и на верхней стороне крыльев. При увеличении этих участков мы замечаем, что они становятся женскими не только по чешуйкам и окраске, но и по величине, в результате чего появляются выпуклость и складчатость на женских участках. При увеличении женских участков крыло принимает более или менее выраженную женскую форму. Несмотря на кажущуюся беспорядочность распределения женских и мужских участков на крыльях, мы все же замечаем определенную закономерность, ту же самую, которая отмечена Гольдшмидтом для его интерсексов, именно „распределение (участков) всегда соответствует той картине, которая получилась бы, если бы растекался поток определенного количества пигмента от основания крыла в направлении жилок“ (Гольдшмидт, 1922). Так же как у интерсексов Гольдшмидта наблюдается известное влияние на распределение мужских и женских участков жилок и поперечных полос рисунка. Таким образом во всех деталях наблюдается у моих интерсексов все, что описано Гольдшмидтом и что дано на его многочисленных рисунках. По крыльям эти интерсексы совершенно не отличаются от интерсексов Гольдшмидта.

Усики

Изменения на усиках касаются преимущественно отростков. Здесь мы можем наблюдать два основных типа изменений: 1) уменьшение длины, 2) расщепление (табл. II, рис. 13—15). Оба типа встречаются достаточно часто и нередко у одной и той же особи на одном и том же усике.

Укорочение отростка обычно связано с изменением окраски—вместо светлой желто-коричневой она становится черной. Укорочение отростка приводит у крайних форм к типичному женскому отростку. Укорочение не идет параллельно с изменением в числе sensillae trichoideae, обычно на укороченных отростках число их еще очень велико и вследствие этого отростки кажутся еще гуще покрытыми sensillae, чем типичные мужские отростки. Только у крайних форм уже типичного женского строения мы наблюдаем уменьшение числа sensillae до типичного у самок, но нередко попадаются отростки по длине и окраске типичные женские, но густо усаженные sensillae.

Другой тип — расщепление. В самой начальной форме он сказывается в том, что внутренняя часть отростка окрашена на некотором протяжении от основания в темный (женский) цвет. На части, окрашенной в свойственный самцу цвет с той и другой стороны, число sens. trichoideae может быть несколько уменьшено, причем на мужской части внутренней стороны отростка иногда замечаются небольшие женские участки, это явление наблюдается тогда, когда мужская часть лишена волосков. Следующей ступенью является начало расщепления: у усика имеются две вершины, одна, связанная с внутренней женской стороной, другая—на более длинной мужской

части. Расщепление может итти все дальше и дальше, и крайняя форма представляет собой уже вполне выраженный двойной отросток, состоящий из внутреннего женского и наружного мужского отростков (табл. II, рис. 14). Sensillae в таких случаях сосредоточены на женском отростке, изредка небольшое количество их попадается и на мужском. Иногда число s. trichoideae и на женском отростке невелико. Женская часть отростка может быть по длине и окраске типично женской, но иногда встречаются промежуточные формы. Мужская часть отростка обычно не достигает длины типичного мужского отростка, иногда даже меньше женского отростка и в некоторых случаях имеется только небольшой выступ, окрашенный в типичный для мужского отростка цвет. В сравнительно очень редких случаях мне приходилось наблюдать окрашенный в „мужской" цвет еще третий отросток, внутренний по отношению к женскому, при этом наружный отросток никогда не достигает полного развития. Таким образом между двумя мужскими отростками оказывается расположен женский. Наконец, также очень редкий случай — это потемнение наружной стороны или даже появление небольших наружных женского типа отростков при расщеплении одного отростка на два.

В связи с изменением отростков может изменяться и окраска стебля усика: в тех участках, где отходят отростки женского типа, окраска стебля иногда становится значительно темнее нормальной, приближаясь к окраске стебля женского усика.

Распределение измененных и неизмененных участков довольно разнообразно. Подробнее об этом в главе о взаимоотношении в изменениях различных органов. В крайних случаях усик интерсекса почти не различим от нормального женского усика.

У Гольдшмидта мы встречаем очень мало данных по измененным усикам: в первой части своей работы (1920) он указывает только на то, что у самых сильных интерсексов изменяется передний ряд отростков, принимая женскую форму и окраску. В другой работе (1927) он отмечает несимметричность изменений, а также то, что и задние отростки у наиболее сильных интерсексов становятся женскими все или частично, и что могут быть промежуточные по длине отростки. Характера изменений отдельных отростков Гольдшмидт не описывает, свое изложение иллюстрирует только фотографиями, слишком мелкими и неясными для того, чтобы можно было разобрать изменения отдельных отростков. Общий вид усиков на этих фотографиях вполне схож с тем, что имеется на наших фотографиях. Таким образом из данных Гольдшмидта мы можем вывести только, что у его интерсексов встречаются как чисто женские, так и промежуточные отростки, существует ли расщепление или нет, на основании его данных мы судить не можем.

Половые органы (табл. III, IV и V)

Семенники. Первое изменение, которое мы замечаем у интерсексов, — это изменение окраски оболочки, она вся или частью остается желтой, как у гусеницы. Далее идет разделение семенника на два, сначала только намечающееся, потом полное. Дальнейшее изменение формы связано с изменением протоков, поэтому о них мы скажем ниже. Изменения в половых продуктах сказываются в том, что появляется много дегенерирующих клеток. Готовые, правильно развившиеся спермии исчезают, появляются в отдельных местах яйцеклетки на различных стадиях развития, расположенные группами. У крайних форм уже все семенники заполнены яйцевыми клетками.

и намечаются трубки яичника. Готовых, покрытых скорлупой яиц мы у наших интерсексов не наблюдали.

Исследование развития половых продуктов показало, что в тех случаях, когда не происходит дегенерации и когда можно сосчитать хромосомы в сперматоцитах, число их всегда нормально — 31.

Протоки. Наиболее сильные изменения наблюдаются у той части, которая развивается из Eiröhrenstiel, именно происходит постепенное превращение этой части в яйцевые трубки. Ввиду того что эта часть находится под оболочкой семенника, а яйцевые трубки гораздо больше по объему, чем соответствующие им части у самца, эти трубки в виде неправильно измятых мешков проникают в глубь семенника, в других случаях они прорывают стенки семенника и частично выходят наружу. Далее мы замечаем уже довольно значительные по величине отдельные трубки числом 8 (по 4 у каждого семенника) и наконец типичные для самок яйцевые трубки. Стенки этих трубок выложены типичным для яйцевых трубок самок плоским эпителием. Эти трубки могут быть связаны с vasa deferentia, но нередко отделены от них[1]. Иногда этот разрыв происходит так, что к трубкам примыкает небольшая часть vas deferens.

Изменения в vasa deferentia и придаточных железах сравнительно невелики; иногда мы видим уродливые или недоразвитые железы, укорочение или полное исчезновение vas deferens и наконец разрыв, только что описанный, когда часть vas deferens прикреплена к семеннику. Форма vasa deferentia нередко становится неправильной.

В ductus ejaculatorius единственное изменение, которое мне удалось отметить, — это раздвоение его на большем и меньшем протяжении (табл. IV, рис. 17, табл. V, рис. 286).

В копулятивном аппарате (рис. 5) никаких изменений не отмечено в penis, в окружающем его хитиновом кольце vallum penis и в кольце IX сегмента, включая сюда и saccus. Эти части совершенно нормальны даже у наиболее сильно измененных по другим органам интерсексов.

Наиболее сильные изменения претерпевает uncus. Мы можем в моей коллекции интерсексов найти все переходы от слегка раздвоенного у вершины uncus до типичных женских pap. anales. Нередко мы находим резкую мозаичность в изменениях (рис. 5,II). Наряду с типичными женскими частями имеется совершенно неизмененная мужская часть uncus. Мы можем различать следующие стадии изменения: расщепление на конце, полное раздвоение (рис. 5,III) при мужском строении uncus, появление женских участков (рис. 5,IV), полное превращение в pap. anales (рис. 5,I). Изменения в придатках IX сегмента довольно своеобразны. Появляются добавочные valvae (рис. 5,IV), иногда нормальные, иногда в различной степени недоразвитые, нередко слабо хитинизированные, морщинистые. Добавочные valvae могут появляться как с одной, так и с обеих сторон, их может быть одна или две. Нередко эти добавочные valvae имеют отверстие (рис. 5, IV, o), в это отверстие открывается обычно мешок, иногда сильно хитинизированный, иногда выстланный тонким хитином. В этот мешок в некоторых случаях впадает уродливое образование, наполненное выделением, идентичным с секретом клеящей железы самки (при фиксации секрет твердеет, принимая зеленую окраску). В некоторых случаях в мешок открывается уже более правильное образо-

---

[1] Отделение этих трубок от vas deferens объясняется тем, что они развиваются из особого образования Eiröhrenstiel (Сато, 1932), первоначально не связанного с vas deferens.

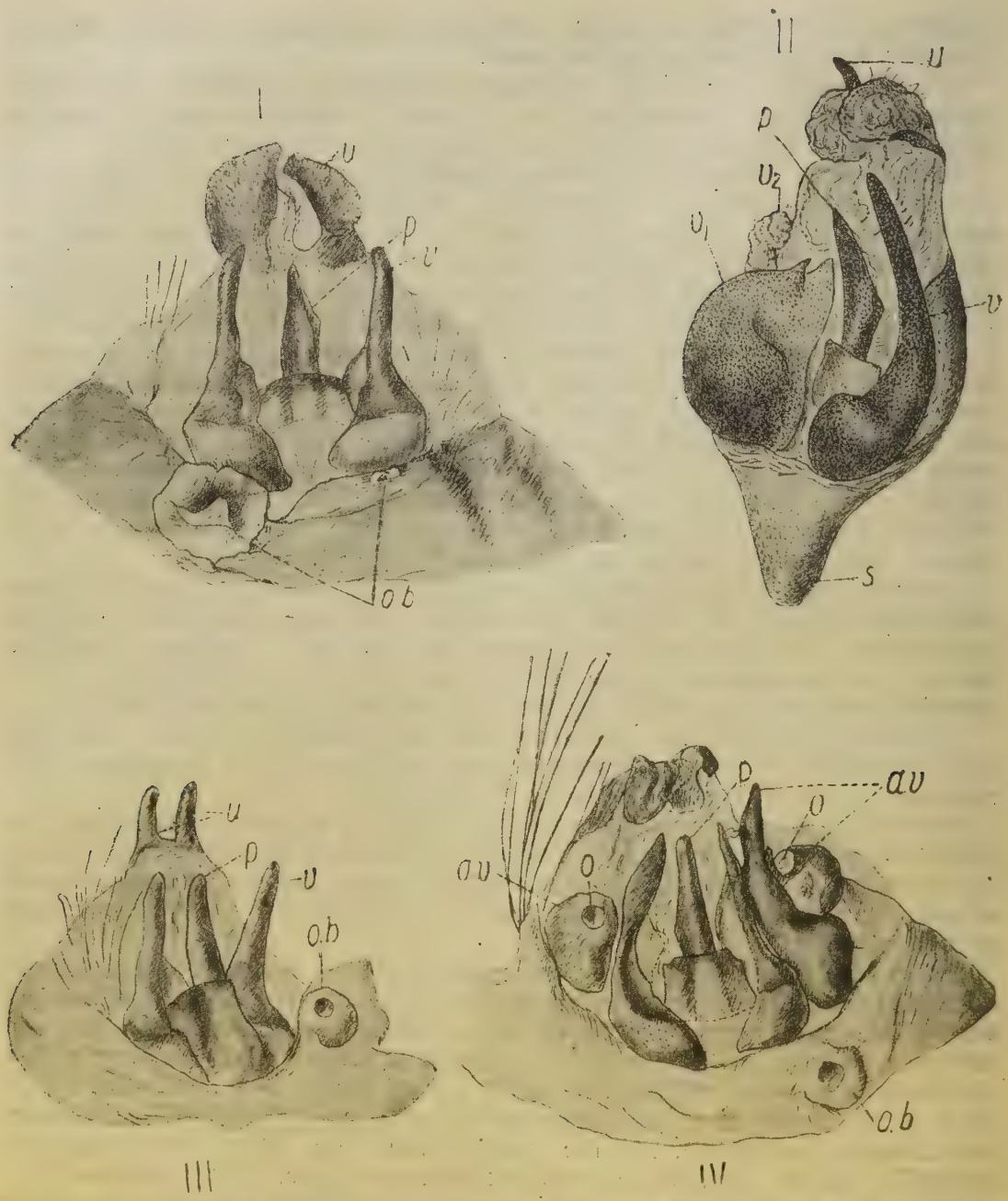


Рис. 5. Копулятивный аппарат интерсексуальных самцов. I—превращение uncus в papillae anales, появление ostium bursae; II—мозаичное изменение uncus (часть превращена в papillae anales, часть имеет форму типичного uncus), добавочная сильно измененная valva (v^2) и уродливая основная valva (v_1); III — появление ostium bursae при слабо измененном uncus (раздвоение); IV—добавочные valvae, одна с правой стороны и две с левой, в добавочных valvae имеются отверстия, ведущие в зачатки oviductus communis. На VIII сегменте ostium bursae. u—измененный uncus, p—penis, v — valvae, ob — ostium bursae, a v — добавочные valvae, o — отверстие в добавочных valvae. I соответствует № 88 табл. 7, III — № 54, IV — № 70; II — из опытов 1928 г.

Abb. 5. Kopulationsorgane der intersexuellen Männchen: I Verwandlung der Uncus in Papillae anales, das Erscheinen des Ostium Bursae; II die mosaikartige Veränderung des Uncus (ein Teil ist in Papillae anales verwandelt, ein anderer hat die Gestalt eines typischen Uncus), eine überzählige stark veränderte Valva (v_2) und eine verkrüppelte Hauptvalva (v_1), III das Erscheinen des Ostium Bursae bei schwach verändertem Uncus (Spaltung); IV überzählige Valvae, eine rechts und zwei links, in den überzähligen Valvae sind Öffnungen, die in die Ansätze des Oviductus communis führen. Auf dem VIII Segment ist das Ostium Bursae U — veränderter Uncus, p — Penis, v — Valvae, o b — Ostium Bursae, a v — überzählige Valvae, o—Öffnung in den überzähligen Valvae.—I Entspricht № 88 Tab. 7, III—№ 54, IV—№ 70: I — aus den Untersuchungen des Jahres 1928

вание, имеющее форму и строение клеющей железы самки gl. sabacea (рис. 6, III). Основные valvae, лежащие по сторонам penis, кроме одного случая совершенно нормальны. В единственном найденном мной случае (рис. 5, II) у левой valva недоразвита дистальная тонкая часть и сама она сильно вздута. На этой же стороне имеется добавочное образование из складчатого тонкого хитина.

Сильные изменения замечены на брюшной стороне VIII сегмента (рис. 5). Здесь справа или слева от средней линии иногда по обеим сторонам замечается у некоторых интерсексов или легкое вдавление и выпуклость или отверстие, ведущее в различной величины мешкообразное образование (рис. 6, I, B. c). Иногда эти образования еле заметны, в других случаях велики и снабжены различными уродливыми придатками. В одном случае такой придаток имеет форму типичного семяприемника (рис. 6, II). Кроме того иногда у наиболее измененных интерсексов, всегда имеющих мешкообразное впячивание на VIII сегменте, мы находим твердое образование, выстланное изнутри хитином, представляющее собой короткую трубку, замкнутую с обоих концов (рис. 6, I, O.c).

Если мы сравним изменения в половом аппарате у наших интерсексов с тем, что известно нам по далеко не полным описаниям Гольдшмидта, то мы увидим, что большинство изменений в точности совпадает с тем, что имеется у интерсексов, полученных в результате скрещивания слабых и сильных рас. Разница замечается в следующих пунктах: 1) Гольдшмидт не наблюдал таких сильных превращений конечной части v. deferens в яйцевые трубки, которые имелись у наших интерсексов; 2) у наших интерсексов не наблюдалось изменений в кольце IX сегмента и на VIII сегменте в виде зачатков apophyses; 3) Гольдшмидт не наблюдал изменений на нижней стороне VIII сегмента.

Из всех этих различий первые два касаются только степени изменения и принципиального значения не имеют. Если действительно у интерсексов Гольдшмидта ни разу не было отмечено изменений на нижней стороне VIII сегмента, то это является интересным фактом, заслуживающим быть особо отмеченным, но может быть при исследовании на эту часть не обращалось должного внимания. Все же прочие изменения во всех деталях совпадают с тем, что описано Гольдшмидтом.

Кроме изменений в половых органах, усиках и крыльях следует отметить изменения общей величины тела, формы брюшка и волосков, покрывающих тело. На груди мы обычно замечаем то же мозаичное расположение мужских и женских участков, различающихся по окраске волосков. На брюшке также местами появляются типичные желтые или буровато-серые длинные волоски на конце брюшка (Afterwolle), которыми самка покрывает отложенные яйца. У более сильных интерсексов брюшко как по форме, так и по волоскам, покрывающим конец брюшка, сходно с брюшком типичной самки.

И эти изменения вполне совпадают с тем, что описано Гольдшмидтом для его интерсексов.

Подводя итоги сравнению изменений в отдельных органах у наших интерсексов с данными Гольдшмидта по строению интерсексов, полученных в результате скрещивания слабых и сильных рас, мы видим, что в некоторых органах замечаются более сильно продвинувшиеся в сторону самки изменения у наших интерсексов (половые протоки), в других—у гольдшмидтовских (кольцо IX сегмента), причем одинаковые стадии изменения полностью совпадают. В некоторых случаях мы не имели возможности провести полное сравнение, так как дан-

ные Гольдшмидта слишком недостаточны (усики), в других мы видим отсутствие некоторых изменений (VIII сегмент, нижняя сторона), но для нас неясно, действительно ли не было таких изменений или же Гольдшмидт на них не обратил внимания, тем более что они встречаются не у каждой особи.

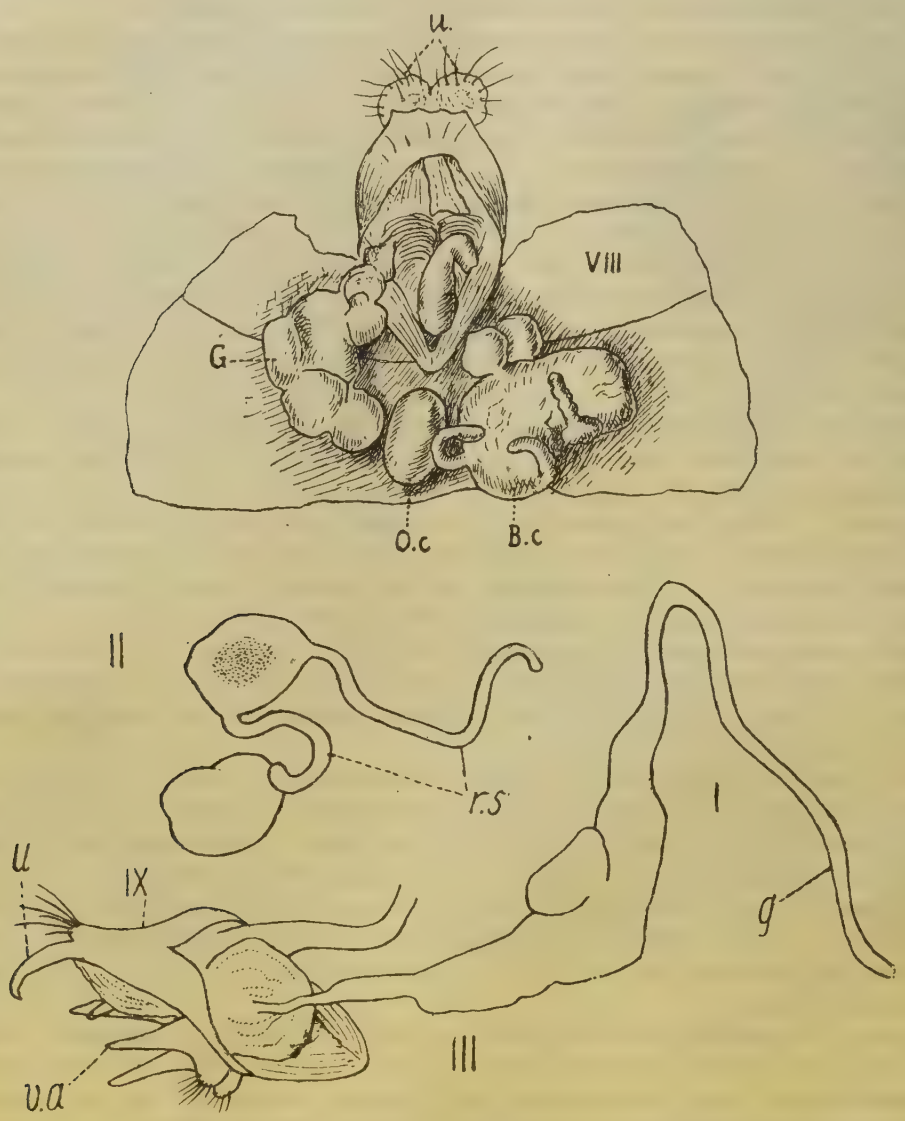


Рис. 6. Изменения во внутренних половых органах. I—появление зачатка gl. sebacea (g) bursa copulatrix (B.c) и oviductus communis (O.c). II—появление типичного receptaculum seminis с ясно выраженными тремя отделами, III — почти нормально развитая gl. sebacea, открывающаяся в мешок (oviductus communis—задняя часть), который в свою очередь открывается наружу в добавочную valva (v. a). I—соответствует № 92 табл. 7, II—№ 88, III—№ 85

Abb. 6. Veränderungen in den inneren Geschlechtsorganen. I — Erscheinen der Glandula sebacea (G), der Bursa copulatrix (B.c) und des Oviductus communis (O.c), II — Erscheinen eines typischen Receptaculum Seminis mit deutlich ausgeprägten drei Abteilung n, III—Fast normal entwickelte Glandula sebacea, die sich in einen Sack öffnet (Oviductus communis—hinterer Teil) der sich nach aussen in die überzählige Valva (v.a) öffnet. I entspricht № 92 Tab. 7, II—№ 88, III—№ 85

Это заставило меня исследовать имеющийся у меня небольшой материал по интерсексам, полученным в результате скрещивания гибридов самок, полученных от сильных японских самок и европейских (или среднеазиатских) самцов со слабыми (среднеазиатскими

или европейскими) самцами. Этот небольшой материал (32 особи) был обследован по усикам, крыльям и копулятивному аппарату (данные приведены в первой части работы), а небольшое число наиболее сильных интерсексов было обследовано и по строению внутренних органов. В усиках я нашел все те типы изменений, которые характерны для наших интерсексов, кроме тройного отростка и появления при расщеплении отростков женской наружной части. Последние формы и у наших интерсексов встречаются очень редко и были обнаружены только при рассмотрении большого количества экземпляров. У одного из наиболее сильно измененных интерсексов я нашел довольно длинные яйцевые трубки более или менее правильного строения. У той же особи имелось на брюшной стороне VIII сегмента с левой стороны вдавление, окруженное выпуклостью, с правой—такая же выпуклость, более резко выраженная, окружающая отверстие, ведущее в тонкостенный хитиновый мешок, расположенный в полости тела, т. е. зачаток bursa copilatrix. Таким образом мы видим, что все те изменения, которые отмечены у наших интерсексов, могут встречаться и у интерсексов, полученных в результате скрещиваний слабых и сильных рас, и при этом характер изменений совершенно одинаков.

V. РАЗВИТИЕ ИЗМЕНЕННЫХ ОРГАНОВ

К сожалению по этому вопросу я могу сказать немного. Более или менее полно удалось проследить измененный ход развития только на усиках и на uncus. Относительно других органов мы можем отметить лишь некоторые моменты.

Крылья. Уже на оболочке куколки мы видим ясно обособленные участки, резко отграниченные от основной поверхности крыловой оболочки, иногда светлее окрашенные, обычно более выпуклые или покрытые складками (рис. 7). Эти участки по форме и положению строго соответствуют тем женским участкам, которые мы находим на верхней стороне переднего крыла бабочки. Даже при самом слабом выражении интерсексуальности, когда имеется еле заметное женское пятнышко на крыле, оно заметно и на оболочке крыла (конечно, если это пятнышко находится на верхней стороне переднего крыла, т. е. на той части, которая лежит под наружной оболочкой куколки). Строение оболочки определяется строением лежащей под ней поверхности крыла, которая эту оболочку образует. Из этого следует, что уже в момент превращения в куколку мужские и женские участки крыла диференцированы. Однако на ранних стадиях развития крыла это разделение на самом крыле мало заметно, в дальнейшем оно становится значительно резче. Это происходит вследствие неравномерного развития чешуек (как это наблюдал Гольдшмидт еще в 1922 г.): чешуйки на женских участках развиваются быстрее и становятся твердыми и наполненными воздухом, в то время когда на мужских участках чешуйки еще мягки и наполнены гемолимфой.

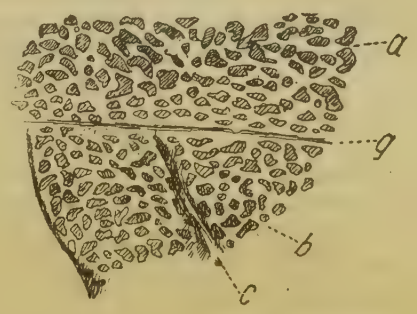


Рис. 7. Часть крыловой оболочки куколки интерсексуального самца на границе мужского и женского участков. a—мужской участок, b—женский, c—складка, g — граница мужского и женского участков

Abb. 7. Ein Teil der Flügelhülle der Puppe des intersexuellen Männchens auf der Grenze der männlichen und weiblichen Bezirke. a—männlicher Bezirk, b—weiblicher, c—Falte, g — Grenze der männlichen und weiblichen Bezirke

Усики. То обстоятельство, что у большинства интерсексов в наших опытах усики изменены, и часто довольно сильно, дало мне возможность без особых затруднений подобрать целую серию по развитию измененных усиков на разных стадиях. К сожалению ввиду крайнего разнообразия в выражении интерсексуальности в усиках у отдельных особей трудно судить, какой взрослой стадии соответствует определенное изменение на ранней стадии развития. Однако мы все же можем констатировать, что в ряде случаев развитие идет по промежуточному между женским и мужским типами развития пути, очень напоминающему то, что я наблюдал раньше (1927, 1929) при исследовании развития усиков женских интерсексов, полученных в результате скрещивания различных рас (табл. II, рис. 11) или под воздействием температуры.

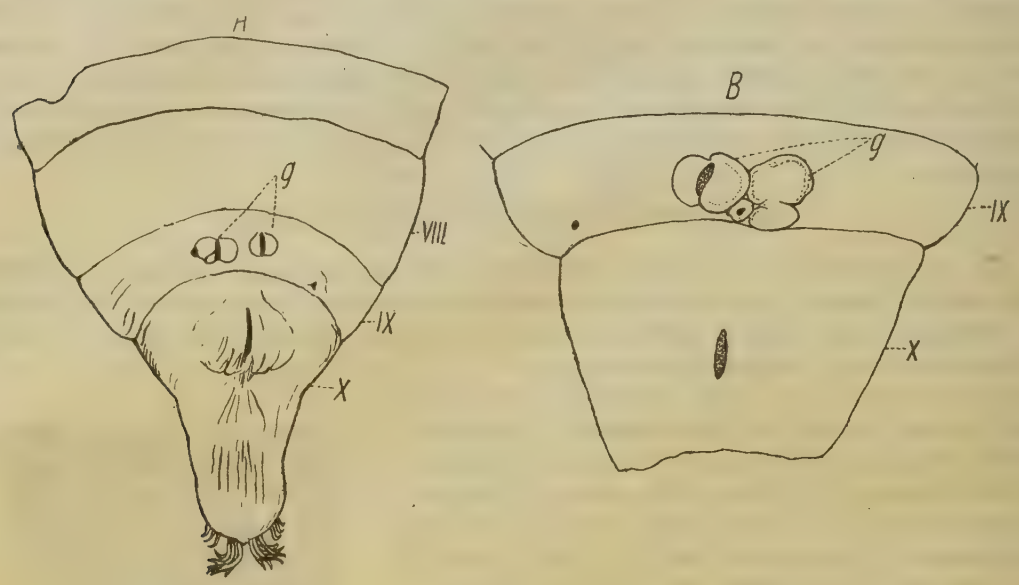


Рис. 8. Оболочка куколки интерсексуальных самцов с увеличенным числом valvae. VIII, IX, X—VIII, IX, X сегменты, g—куколочная оболочка над внешней частью Герольдова органа. А из опытов 1928 г., В—соответствует № 72 табл. 7

Abb. 8. Puppenhülle der intersexuellen Männchen mit vergrösserter Anzahl von Valvae. VIII, IX, X—VIII, IX, X Segmente, g—Puppenhülle über dem äusseren Teil des Heroldschen Organs. A — aus den Untersuchungen des Jahres 1928, B—entspricht № 72 auf der Tabelle 7

На ранней стадии развития усиков в начале процесса вырезания отростков мы замечаем наряду с отростками, развивающимися по характерному для самцов типу, в некоторых участках запаздывающие вырезания отростков, вследствие чего они значительно короче типичных мужских (табл. II, рис. 12). У самок на этой стадии развития усика образование отростков еще не начинается (табл. II, рис. 10). И на более поздних стадиях развития я наблюдал такие промежуточные формы, сходные с тем, что наблюдалось у интерсексуальных самок: отростки более длинные, чем бывают на соответствующей стадии у самок, но короче, чем у самцов.

Начала расщепления отростков мне на моих препаратах наблюдать не удалось.

Копулятивный аппарат. Ввиду того что изменения на VIII сегменте (появление ostium bursae и bursa copulatrix) и увеличение количества valvae встречаются у наших интерсексов сравнительно редко, мне не удалось обнаружить при исследовании гусениц интер-

сексуальных линий каких-либо ненормальностей в строении герольдова органа или появления имагинальных дисков на VIII сегменте. Повидимому взятого для исследования материала было недостаточно: были зафиксированы гусеницы двух выводков, но большинство из них оказалось самками.

Надо думать, что мы должны были в случае наличия вышеуказанных изменений иметь нечто подобное тому, что наблюдала Дю Буа (1931) у гусениц интерсексуальных самок при скрещиваниях с расой Гифу: герольдов орган и имагинальные диски на VIII и IX сегментах.

Что такие образования должны встречаться у гусениц, видно из того, что у всех особей, давших изменения на VIII сегменте и в valvae, всегда отмечались соответственные изменения на оболочке куколки. На VIII сегменте на брюшной стороне ясно бывают заметны выпуклости и вдавления, парные или только с одной стороны, в зависимости от того, как выражены соответствующие изменения у взрослой бабочки. При добавочных valvae всегда на IX сегменте куколки заметны изменения в оболочке герольдова органа, которая или несет добавочные части (рис. 8 В) или же имеются два разделенных герольдова органа (рис. 8 А).

Измененный ход развития uncus мне удалось наблюдать на ряде стадий. Здесь ясно заметно замедление в передвижении зачатков uncus на спинную сторону, далее, передвинувшись на спинную сторону, зачатки не сливаются полностью, а остаются разделенными и от каждого в отдельности начинает отходить отросток (будущий uncus).

Таким образом и здесь, как и на усиках, наблюдается промежуточное (между мужским и женским типом) развитие: хотя зачатки и передвигаются на спинную сторону, как это свойственно мужскому типу развития (у самки такого передвижения вовсе не происходит), но не полностью, и не сливаются, как это бывает у самцов, но остаются разделенными.

VI. ГОМОЛОГИЯ МЕЖДУ ОРГАНАМИ САМЦА И САМКИ

Как мы видели из описания органов и из истории их развития, провести гомологию между отдельными частями усиков или крыльев самца и самки не представляет никакого затруднения. Крылья устроены по одному плану, рисунок у них почти один и тот же, расположение чешуек одинаково, различие лишь во второстепенном: окраска, форма чешуек, форма крыла. Несмотря на большую разницу в строении усиков гомология между отростками самца и самки также является несомненной. Образование отростков происходит из одинаковых частей и самый ход их развития по существу одинаков (по моим исследованиям). Явления интерсексуальности как у самцов, так и у самок только подтверждают это положение.

Гораздо сложнее обстоит дело в половом аппарате. Здесь в ряде отдельных частей мы видим такое большое различие в строении у взрослых особей и в истории развития, что решение вопроса о гомологии является чрезвычайно сложным, и даже, приняв во внимание интерсексуальные изменения, мы некоторые вопросы не можем считать окончательно выясненными. Естественно, что по отдельным пунктам имеются определенные разногласия между исследованиями.

Достаточно ясна и несомненна гомология между половыми продуктами (спермиями и яйцами): здесь как у самцов, так и у самок-интерсексов мы замечаем превращение одних в другие. Далее на основании интерсексуальных превращений, в особенности у самок (Гольдшмидт и Сагухи, 1932), можно считать доказанной гомологию между камерами семенника и яичниковыми трубками. Здесь мы видим действи-

тельно ряд переходов от одних к другим. Довольно ясна гомология между теми органами, которые происходят из образований, прилегающих к передним концам половых тяжей. Это — конечная часть vas deferens у самца и яйцевые трубки у самки. Закладка из одинаковых образований (Eiröhrenstiel) и превращение при интерсексуальности являются достаточно вескими доказательствами этого.

В копулятивном аппарате бесспорной является гомология uncus и papillae anales. Здесь опять-таки происходит закладка из совершенно схожих образований несмотря на огромное различие как по положению, так и по форме у взрослых особей и имеются все стадии превращения одного образования в другое как у мужских, так и у женских интерсексов. В последнее время имеется определенное единомыслие и по гомологии между papillae genitales и valvae, хотя еще существуют некоторые невыясненные пункты относительно происхождения pap. genitales и относительно гомологии первичных зачатков. Бесспорной является также гомология между передней частью pap. anales, несущей апофизы, и частью кольца IX сегмента. На ряде женских интерсексов мы видим постепенное отделение части, примыкающей к апофизе, появление твердых хитиновых отростков, идущих вперед и вниз; у более сильно выраженных интерсексов эти отростки все более увеличиваются, в конце концов замыкаются и образуют полное кольцо. Таким образом мы должны признать, что pap. anales с апофизой представляет собой сложное образование из IX и X сегментов и что у нормальной самки основная часть, соответствующая сплошному кольцу IX сегмента самца, слабо хитинизирована, перепончата, а сильно хитинизированы только небольшие отделы, несущие апофизы.

Наибольшее разногласие существует относительно гомологии частей, происходящих из имагинальных дисков VIII и IX сегментов у самок и из герольдова органа у самцов. Здесь можно формулировать два основных мнения: 1) герольдов орган гомологичен обеим парам имагинальных дисков самок (Версон, Дю Буа), 2) у самцов зачатков, гомологичных передним имагинальным дискам, мы не имеем (Цандер, 1903; Косминский, 1929).

Разберем подробнее все соображения, которые приводились в пользу того или другого толкования. Версон предполагает, что герольдов орган закладывается на границе VIII и IX сегментов, таким образом в него могут входить части как того, так и другого сегмента. Хотя из его рисунков следует, что в герольдовом органе имеется первоначально только пара зачатков, но он этот вопрос считает невыясненным и склоняется к тому, что здесь имеется две пары зачатков различного происхождения.

Дю Буа разбирает вопрос подробнее; она нашла на IV возрасте гусеницы стадию, на которой от ампул тяжей, прилегающих к собственно герольдову органу, отходят складки (Дю Буа, 1931, рис. 3, стр. 96), из которых, как она считает, образуются передние выпячивания герольдова органа, впоследствии образующие penis. На следующем рисунке (Дю Буа) (ibidem, рис. 4), изображающем герольдов орган в период превращения в куколку, уже ясно видны обе пары зачатков, а ампулы являются простыми, не складчатыми. В этом отношении описание и толкование Дю Буа сильно расходятся с тем, что мы имеем у Версона; там также появляется складчатость в ампулах, но это приводит, как это достаточно подробно прослежено и иллюстрировано рядом рисунков, к образованию ductus ejaculatorius и придаточных желез. Естественно, что эта складчатость, раз появившись, не исчезает, но, наоборот, усложняется. Таким образом в этом пункте заме-

чается, если верить Дю Буа, очень резкая принципиальная разница между образованием одних и тех же органов у тутового и непарного шелкопрядов. По Версону penis образуется из основной части герольдова органа, по Дю Буа из ампул тяжей.

Цандер и я отмечаем, что первичные простые выпячивания в герольдовом органе потом расщепляются каждое на два, Цандер наблюдал это у Paraponyx, я у тутового шелкопряда, причем мне удалось видеть все стадии от едва начинавшегося до полного расщепления. Довольно странным является, что у очень отдаленных родов (Paraponyx и Bombyx) развитие penis идет совершенно одинаково, в то время как у Lymantria оно идет совершенно особым путем. Совершенно неожиданным является также наличие у непарного шелкопряда простых ампул в период превращения в куколку. К сожалению Дю Буа совершенно не касается вопроса об образовании придаточных желез.

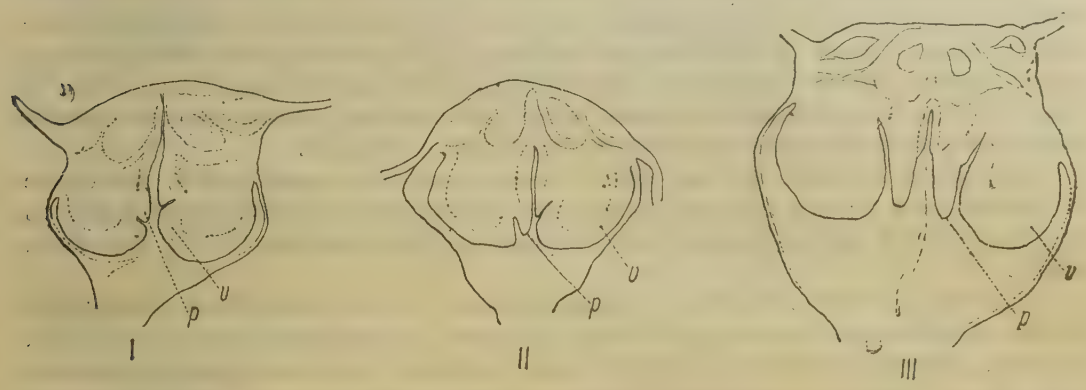


Рис. 9. Различные стадии развития герольдова органа. Разделение каждого из внутренних выпячиваний на два. p—зачаток penis, v—зачаток valvae

Abb. 9. Verschiedene Entwicklungsstadien des Heroldschen Organs. Spaltung der inneren Anlagen. p—Anlage des Penis, v—Anlage der Valva

Такое резкое противоречие заставило меня произвести специальное исследование развития герольдова органа непарного шелкопряда для проверки данных Дю Буа. Это исследование показало, что развитие герольдова органа идет в общем совершенно так же, как и у Bombyx mori. Первоначальные простые выпячивания потом разделяются каждое на два, причем мне удалось наблюдать все стадии от маленькой складки до полного разделения (рис. 9). Это разделение происходит незадолго до превращения в куколку. Повидимому Дю Буа пропустила эти стадии и, сравнивая стадию, на которой еще не произошло разделение выпячиваний, но ампулы уже образовали складку, со стадией, где уже имеется полное разделение выпячиваний, решила, что вторая пара выпячиваний произошла из ампул, не разглядев того, что разделение в ампулах имеется, только в этот момент одна часть подогнута под другую, и поэтому это разделение не бросается в глаза. Вообще надо заметить, что рисунки Дю Буа настолько сильно разнятся от того, что наблюдал я на своих препаратах, что мы не можем судить с достоверностью, какая именно стадия изображена на ее рисунке (рис. 4).

По вопросу об образовании ductus ejaculatorius и придаточных желез, а также vasa deferentia наиболее обстоятельны и доказательны исследования Версона, по которым часть d. ejaculatorius происходит от выпячивания внутренней стенки penis (непарная по происхождению), часть из ампул (парная по происхождению), из ампул же образуются

придаточные железы, а v. deferentia происходит из тяжей. По Цандеру весь d. ejaculatorius по происхождению непарный и происходит от выпячивания внутренней стенки penis. Дю Буа считает, что v. deferentia растут от герольдова органа, а тяжи служат лишь как „Leitband". Некоторую ясность в намеченные противоречия вносит исследование интерсексов; мы видим, что d. ejaculatorius на некотором протяжении в части, прилегающей к придаточным железам, может на разном протяжении становиться парным. Это говорит в пользу правильности толкования Версона (против Цандера).

Как мы уже видели раньше, большие разногласия возникли у разных авторов относительно образования общего яйцевода. Однако из всех вышеизложенных мнений наиболее обоснованными мы должны признать выводы Умейа. Толкования же Версона и Дю Буа основаны на недостаточных или недостаточно точных наблюдениях.

Основываясь на всех приведенных данных и на том, что мы имеем в исследованиях по интерсексуальности, попытаемся выяснить окончательно гомологию отдельных частей, происходящих из имагинальных дисков самок и герольдова органа. В основном это касается вопроса, какой части женского полового аппарата гомологичен penis и имеются ли в мужском половом аппарате части, гомологичные bursa copulatrix, receptaculum seminis и glandulae sebaceae.

В данном обзоре мы не будем касаться тех гомологий, которые устанавливал в свое время Гольдшмидт,—он сам признал ошибочность их (подробнее об этом см. Косминский и Головинская, 1927; Дю Буа, 1931).

Дю Буа считает, хотя и с некоторыми оговорками, что герольдов орган произошел из соединения четырех первичных имагинальных дисков, гомологичных имагинальным дискам самки. Между развившимися из этих образований отдельными органами по Дю Буа существует следующая гомология: vagina (так, как ее понимает Дю Буа) гомологична сумке герольдова органа, которая становится у самца „Penistasche". Заднее половое отверстие гомологично отверстию герольдова органа, а у взрослого самца—пространству между обеими valvae. Penis—гомолог b. copulatrix. Весь oviductus communis развивается из дисков IX сегмента. Многое еще в этом остается неясным. Если быть последовательными, то нам пришлось бы гомологизировать ампулы тяжей с передними имагинальными дисками самок, следовательно penis и все протоки вплоть до семенников должны происходить из зачатков, гомологичных передним имагинальным дискам самки, т. е. из эктодермы. Далее довольно сложна и мало понятна гомология penis и b. copulatrix, она построена на неправильном представлении, что uterus развивается из задних имагинальных дисков. При таких условиях становится непонятным, почему тяжи, которые прикрепляются к переднему диску, вступают в связь с uterus. Хотя по Дю Буа общие яйцеводы каждой стороны из тяжей не образуются, но все же по ним идет рост яйцеводов от зачатков. Логичнее и последовательнее было бы, принимая полную гомологию имагинальных дисков самки и герольдова органа самца, гомологизировать дериваты задней части герольдова органа (Tasche) с задней частью oviductus, происходящей из задних имагинальных дисков, а переднюю часть oviductus, происходящую из передних дисков, гомологизировать с penis. Однако мы видим, что имеется более фактических данных за то, что penis и valvae возникают из первичной одной пары зачатков в основной части герольдова органа, а прилежащие ампулы являются частью мезодермальных тяжей. Признав правильность этого положения, мы гомологизируем vasa deferentia самца с яйцеводами каждой стороны у самки, передняя часть

d. ejaculatorius и придаточные железы самца гомологов у самки не имеют, задняя часть d. ejaculatorius, penis, сумка penis и широкая полость, ограниченная valvae, могут быть гомологичны той части oviductus, которая развивается из задних имагинальных дисков самки. Если свести оба взгляда в таблицу, введя во взгляды Дю Буа дополнения, логически вытекающие из ее построений, и сделав поправку на явно неправильное толкование происхождения uterus, то мы получим следующее (табл. 5).

Таблица 5 — Tabelle 5

Гомология половых протоков и копулятивного аппарата. На основании данных Дю Буа
Homologien der Geschlechtsgänge und des Kopulationsapparates. Nach Du Bois (modifiziert)

Самки Weibchen		Самцы Männchen	
Зачатки Anlagen	Органы Organe	Зачатки Anlagen	Органы Organe
Передние имагинальные диски Vordere Imaginalscheiben	Uterus Bursa copulatrix	Ампулы герольдова органа Ampullen des Heroldschen Organs	Ductus ejaculatorius, gl. accessoriae Penis
Задние имагинальные диски Hintere Imaginalscheiben	Vagina	Сумка герольдова органа Tasche des Heroldschen Organs	Сумка penis Penistasche

На основании данных Умейа и Косминского
Nach Umeya und Kosmi sky

Самки Weibchen		Самцы Männchen	
Зачатки Anlagen	Органы Organe	Зачатки Anlagen	Органы Organe
Передние имагинальные диски Vordere Imaginalscheiben	Uterus Bursa copulatrix Receptaculum seminis		
Задние имагинальные диски Hintere Imaginalscheiben	Vagina	Основная часть герольдова органа Grundteil des Heroldschen Organs	Penis+Penistasche, ductus ejaculatorius (задняя часть, hinterer Teil)
		Ампулы герольдова органа Ampullen des Heroldschen Organs	Ductus ejaculatorius (передняя часть, vorderer Teil), glandulae accessoriae

Как мы видим из этой таблицы, если принять гомологию ампул герольдова органа самца и передних имагинальных дисков самки и сделать соответствующие поправки к другим, явно неправильным наблюдениям Дю Буа, то получается почти полная гомология между отдельными частями самца и самки. При моих предположениях и по данным Умейа получается целый ряд негомологичных органов. Это разногласие имеет решающее значение при объяснении ряда явлений интерсексуальности. При первом предположении мы должны искать превращение одних органов в другие, при втором случае интерсексуальности должны возникать новые органы и исчезать старые. Посмотрим, что говорит исследование интерсексов в пользу того и другого предположения.

У наших интерсексов ясное превращение мужских частей в женские наблюдается только в той части, которая развивается из расширенного отдела половых тяжей, примыкающего к семеннику. В vasa deferentia наблюдается только сокращение или даже полное исчезание, что можно толковать по-разному. Сокращение в длине можно объяснить как начало превращения v. deferentia в яйцеводы, разрывы и недоразвитие можно объяснить как начало исчезания органов, не имеющих гомологов у самок.

Penis и d. ejaculatorius у самых крайних форм остаются нормальными, придаточные железы иногда уменьшаются в размерах и становятся уродливыми. Мужские интерсексы, полученные Гольдшмидтом, в этом направлении не исследовались, о них можно сказать только, что и у них, так же как у наших интерсексов, penis ни в одном случае не изменился.

Гораздо большего мы должны ожидать от исследования женских интерсексов, у которых имеются все переходы от одного пола к другому, где следовательно обязательно должны быть переходные формы и по этим органам. К сожалению в единственном, специально посвященном этому вопросу исследовании Дю Буа мы имеем сравнительно немного данных. На первых стадиях интерсексуальности имеется совершенно нормальное строение рассматриваемых нами частей, на более сильных степенях интерсексуальности — строение выводных протоков, свойственное самцу, ненормальности наблюдаются только в penis и valvae. Наконец на крайних стадиях (Weibchen-Männchen) имеются совершенно нормальные мужские протоки, нормальный или немного недоразвитый копулятивный аппарат и только в половых железах заметны некоторые признаки интерсексуальности: недоразвитие мужских элементов, зачаточные яйцеклетки (Гольдшмидт, 1914). Дю Буа приводит несколько рисунков строения выводных протоков у самок различной степени интерсексуальности, а также данные по вскрытию гусениц интерсексуальных самок. Дю Буа различает два типа гусениц: с четырьмя нормальными имагинальными дисками и с двумя нормальными имагинальными дисками на VIII сегменте и с более или менее ясно выраженным герольдовым органом, на котором замечается недоразвитие ампул. У особей, дающих куколку с мужским строением последних сегментов, т. е. без сближения обеих пар имагинальных дисков, имеющую на оболочке два половых отверстия, расположенных посредине VIII и IX сегментов, обычно половые протоки не развиваются, имеются лишь сильно хитинизированные мешки на VIII и IX сегментах. Только у двух особей Дю Буа наблюдала довольно длинный проток, идущий от вздутия, открывающегося в заднее половое отверстие; этот канал впереди разветвляется на два протока, соединенные с половыми железами, у другой особи этот канал на переднем конце закрыт и разветвления не дает. У осо-

бей, куколки которых имеют на VIII сегменте два зачатка половых отверстий, а на IX—одно, обычно наблюдается отсутствие протоков, насколько можно судить по краткому описанию Дю Буа. Кроме указанных выше двух типов Дю Буа описывает и дает изображение двух интерсексов, у которых сохранились половые протоки, соединенные с половыми железами. Эти два случая Дю Буа приводит для доказательства того, что uterus развивается из IX сегмента, так как он не имеет никакой связи с зачатками bursa copulatrix. В одном случае имеется очень широкий задний отдел, от которого отходят отдельно железы с небольшим протоком и отдельно длинный непарный половой проток, ветвящийся на два коротких, соединенных с половыми железами. В другом случае имеются два задних половых отверстия: одно ведущее в закрытый мешок, другое—в длинный проток, снабженный у основания железами, на переднем конце разветвляющийся на два протока, соединенных с половыми железами.

Конечно мы не можем доказать, какое строение имагинальных дисков было у гусениц описанных особей, было ли у них четыре имагинальных диска женского типа или имелся уже герольдов орган, т. е. являются ли данные особи по степени интерсексуальности далеко зашедшими сравнительно с теми, у которых неразвиты половые протоки, или же, наоборот, стоящими на более низкой ступени интерсексуальности. Изображенные Дю Буа особи с развитыми половыми протоками могут быть крайними стадиями, на которых еще возможно развитие женских протоков, или же первой стадией развития мужских. Имеются еще женские части (железы, яйцевые трубки), у одной из изображенных особей uncus еще раздвоен довольно сильно и имеется только одно отверстие b. copulatrix, а не два, как на более высоких ступенях интерсексуальности. Если даже принять, что здесь мы имеем еще дело с женскими протоками, то все равно такое строение ничего не говорит в пользу мнения Дю Буа о развитии uterus из IX сегмента. B. copulatrix легко могла отделиться от происходящей из одного с ней зачатка части яйцевода. Произведенное мной исследование женских интерсексов, полученных в результате комбинации F винницкой линии с M японской расы Акита, представляющих высшую степень интерсексуальности, показало, что при женском строении задней части полового протока (расширенный мешок с впадающими в него gl. sebaceae) имеются vasa deferentia, vesicula seminales с придаточными железами и ductus ejaculatorius. Во всяком случае вопрос, что представляют собой протоки у описанных Дю Буа особей, решающего значения не имеет. Важно отметить лишь то, что здесь не происходит постепенного превращения одних органов в другие, но на известной ступени интерсексуальности вообще ни те ни другие протоки не развиваются, т. е. существует принципиальная разница сравнительно с тем, что мы наблюдаем хотя бы при интерсексуальных превращениях papillae anales в uncus и обратно, или в превращениях на усиках, органах, гомология которых у самцов и самок не подлежит никакому сомнению, где имеются все постепенные переходы из одного типа в другой.

Эти данные по исследованию интерсексов говорят в пользу второго мнения, что мужские половые протоки в большей своей части не гомологичны женским, в результате чего естественно при превращении пола идет не постепенное превращение одних в другие, но сначала недоразвитие одних, а потом появление других.

Утверждение Дю Буа, что vagina гомологична основной части герольдова органа, которая у самца становится сумкой penis (Die Vagina ist also homolog der Tashe des Heroldschen Organs, die beim Männ-

chen zur Penistasche wird), неправильно в обеих своих частях. Сумка penis образуется в результате углубления круговой складки между vallum penis и penis, т. е. из частей, лежащих в глубине герольдова органа. Далее pap. genitales, гомолог valvae, развиваются на поверхности, а valvae закладываются в глубине герольдова органа, pap. genitales образуются из той части стенки IX сегмента, которая расположена между передним и задним половыми отверстиями. Эта часть на ранних ступенях развития очень мала, впоследствии сильно увеличивается вследствие передвижения вперед заднего полового отверстия. Первоначально в первые часы развития куколки этот отдел находится в продольной складке, на дне которой лежат переднее и заднее половые отверстия. Таким образом некоторое очень краткое время зачатки pap. genitales находятся не на поверхности, но в некотором углублении, которое пожалуй можно было бы гомологизировать с сумкой герольдова органа.

Мы могли бы, принимая гипотезу Дю Буа, что герольдов орган гомологичен обеим парам имагинальных дисков самки, предположить, что те процессы, которые происходят у самки в период превращения в куколку, происходят у самца еще на эмбриональной стадии. Пока у нас имеются только данные Тихомирова (1882) о том, что герольдов орган закладывается в виде маленького впячивания на брюшной стороне гусеницы; это как будто говорит против только что высказанного предположения, но можно конечно возразить, что все же к образовавшемуся путем впячивания на IX сегменте герольдову органу, после того как он дорастает до VIII сегмента, присоединяются имагинальные диски VIII сегмента, которые потом отделяются от места их первичного прикрепления. Как мы видим, прямых доказательств на основании эмбрионального развития против (как и за) гипотезы Дю Буа пока не имеется, но целый ряд других, достаточно веских доказательств (тесная связь между ампулами и тяжами, закладка зачатка penis у тутового шелкопряда, а по моим наблюдениям и непарного из первичных выпячиваний собственно герольдова органа, развитие penis из IX сегмента у других насекомых) говорит за то, что гипотеза Дю Буа едва ли приемлема.

Наконец Дю Буа основывает свои гомологии между penis и b. copulatrix на исследовании развития интерсексов. Она отмечает то обстоятельство, что на определенной ступени интерсексуальности у гусеницы имеется два передних имагинальных диска на VIII сегменте и герольдов орган на IX. У бабочек, вышедших из куколок, у которых имеются два зачатка отверстий на VIII сегменте и одно на IX, имеются valvae, но penis не развит или же имеется только в рудиментарном виде, причем в последнем случае совокупительные сумки рудиментарны. Из этого Дю Буа делает вывод, что раз имеются налицо зачатки на VIII сегменте, то в герольдовом органе penis не развивается, так как там нет соответствующих зачатков. Появление рудиментов penis она объясняет тем, что часть зачатков перешла на герольдов орган, потому и зачатки VIII сегмента уже дают слабо развитые bursae. Однако исследование имеющихся у нас женских интерсексов показало, что и при полном отсутствии на куколке и у бабочки каких-либо даже намеков на зачатки отверстий на VIII сегменте (вдавлений или выпуклостей) penis может быть совершенно недоразвит (рис. 10). Ясно, что между наличием или отсутствием зачатков зародышевых дисков на VIII сегменте и развитием penis прямой связи нет.

Таким образом на основании всех вышеприведенных соображений мы должны признать, что наша схема гомологии определенных частей

полового аппарата самца и самки непарного шелкопряда является более правильной.

Рассмотрев вопрос о развитии и установив гомологии, мы сможем объяснить появление некоторых загадочных образований у наших интерсексов: это—замкнутая трубка, лежащая в VIII сегменте, и полое, часто сильно хитинизированное образование на IX сегменте с выходным отверстием, тесно связанным добавочными valvae. Очевидно,

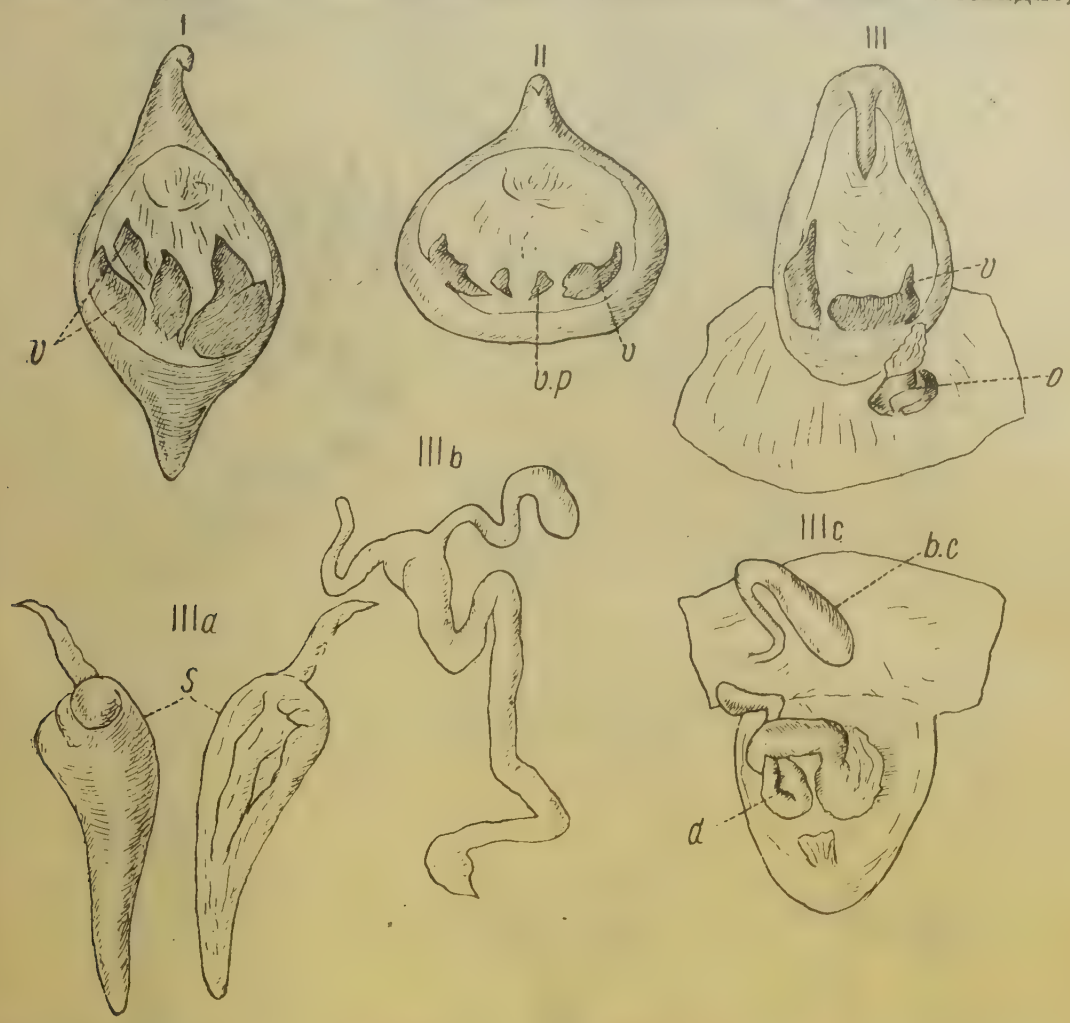
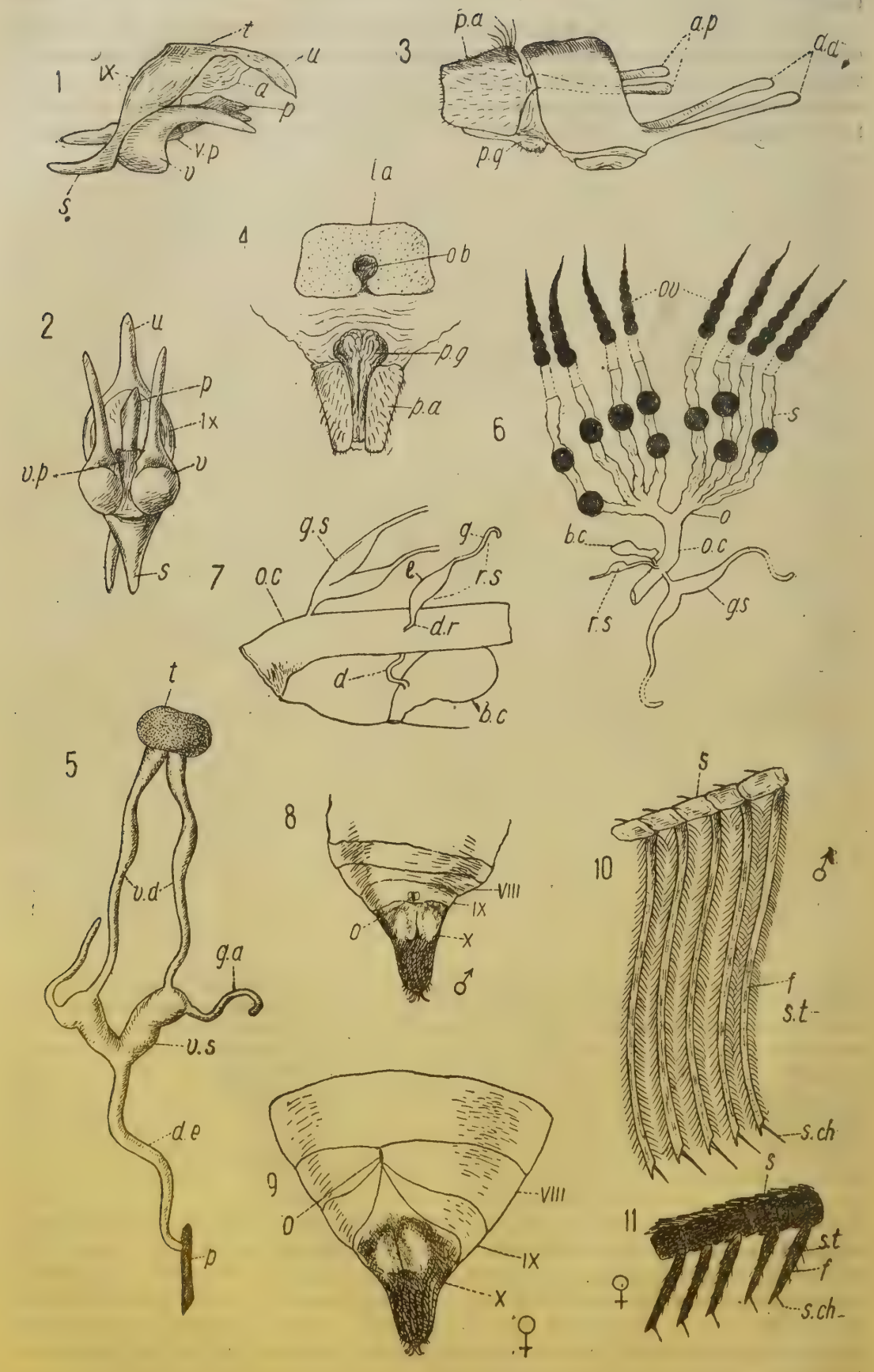
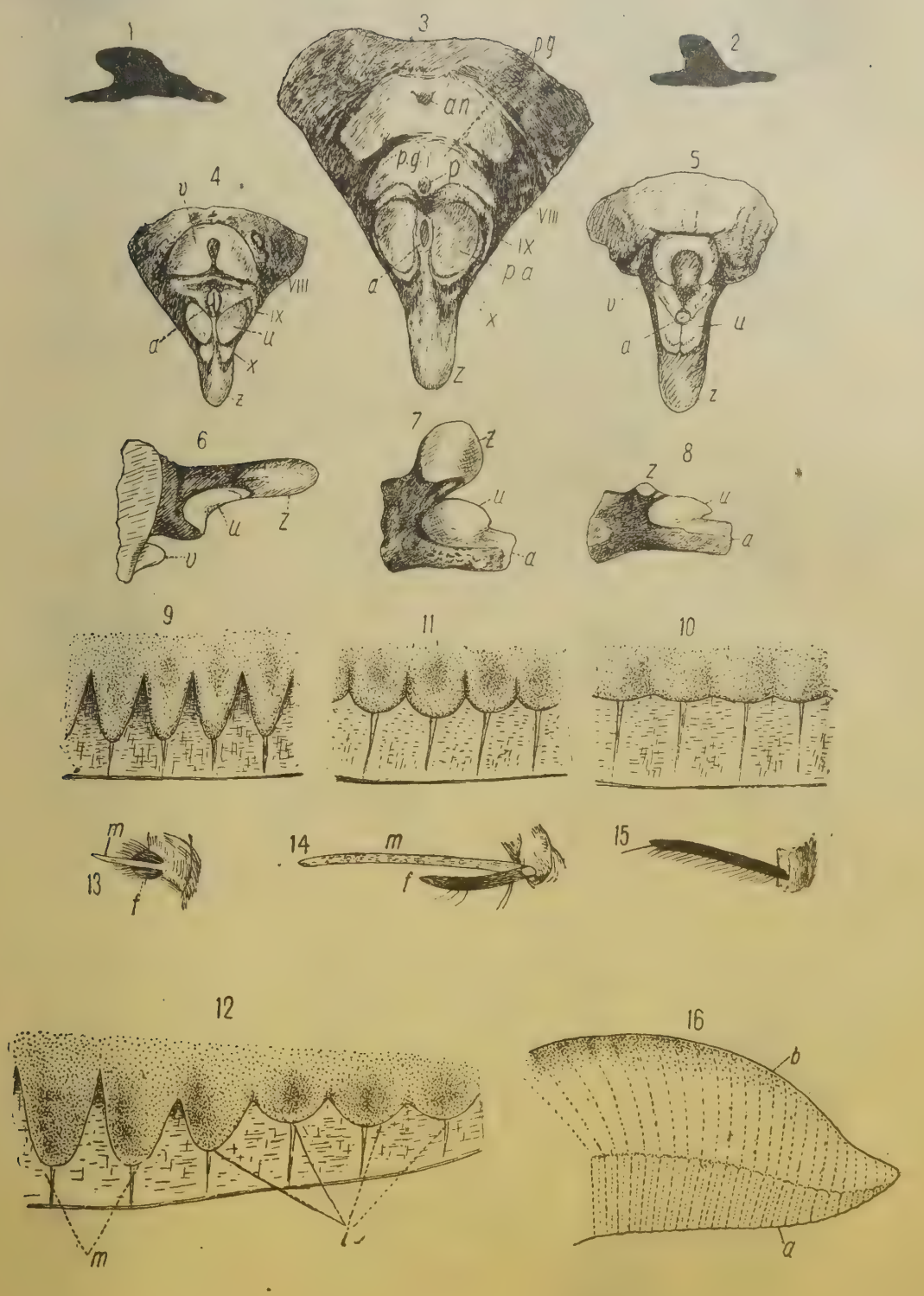


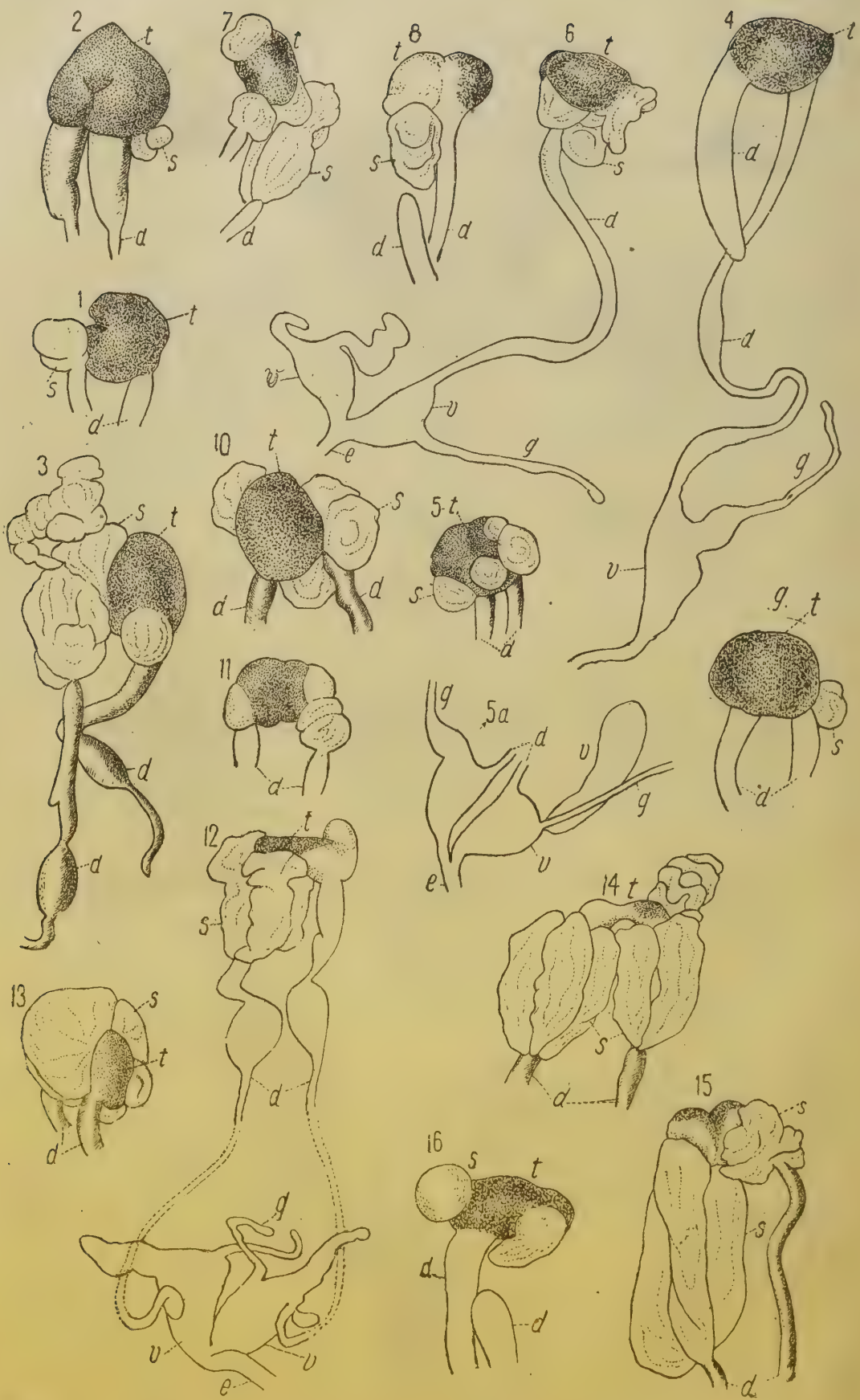
Рис. 10. Копулятивный и внутренний половой (III a—c) аппарат интерсексуальных самок. I—II — отсутствие b. copulatrix, ostium bursae и penis, лишние valvae (I, v). III – наличие при таком же строении ostium bursae (o) и bursa copulatrix (b.c); половые протоки мужские, прерванные (III c, d, III b) прилегающие к половым железам части носят еще женское строение (яичевые трубки—III a.s), v.p — vallum penis

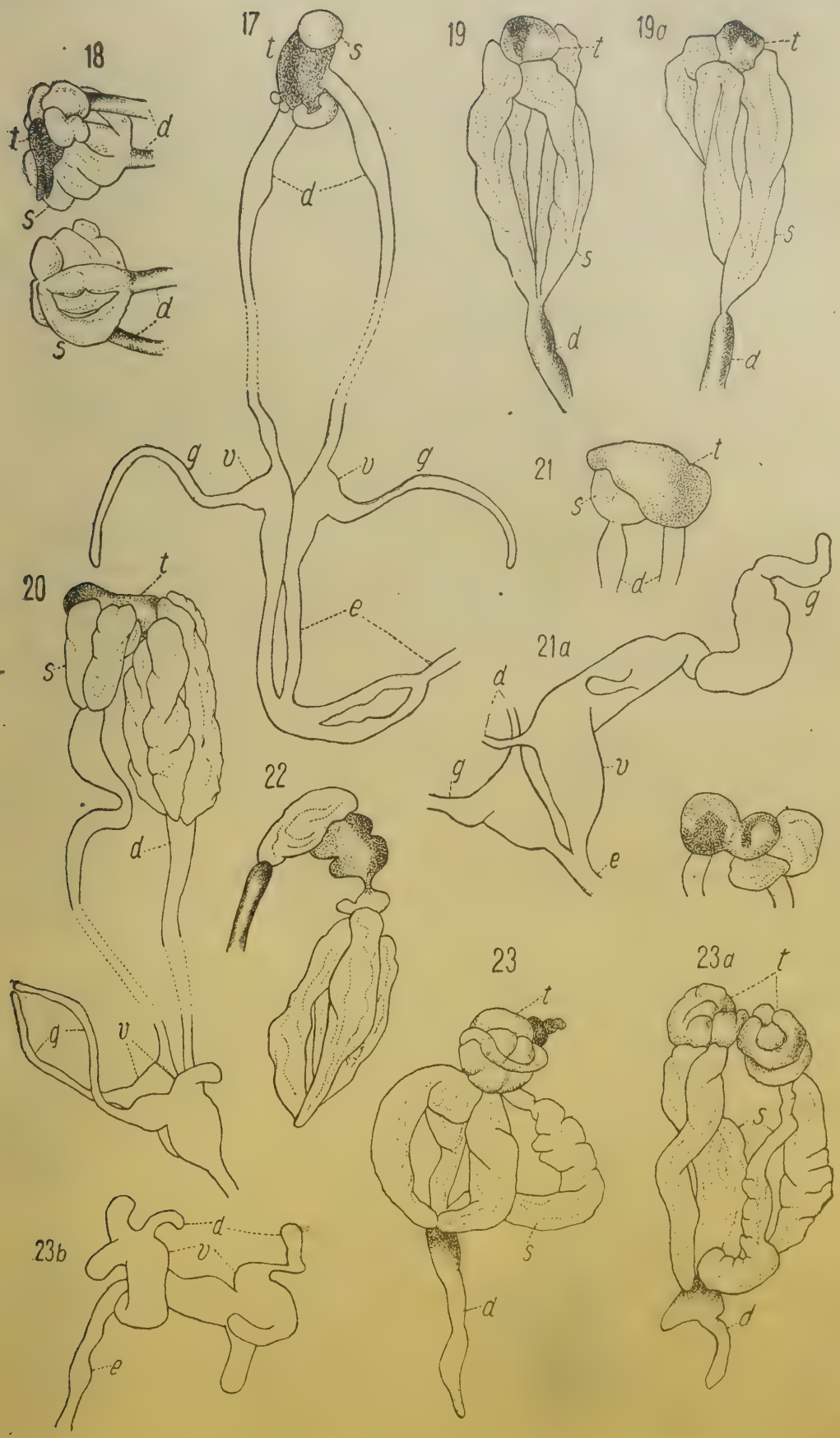
Abb. 10. Die Kopulations - und inneren Geschlechtsorgane (III a—c) der intersexuellen Weibchen. I — II — das Fehlen der Bursa copulatrix, des Ostium Bursae und des Penis, überzählige Valvae (I, v), III—das Vorhandensein des Ostium Bursae (o) und der Bursa copulatrix (b.c) bei sonst gleicher Struktur; die Geschlechtsgänge sind männlich (III c, d, III b), die sich an die Geschlechtsdrüsen schliessende Teile haben einen weiblichen Bau (Eiröhren—III a. s), v.p—vallum penis

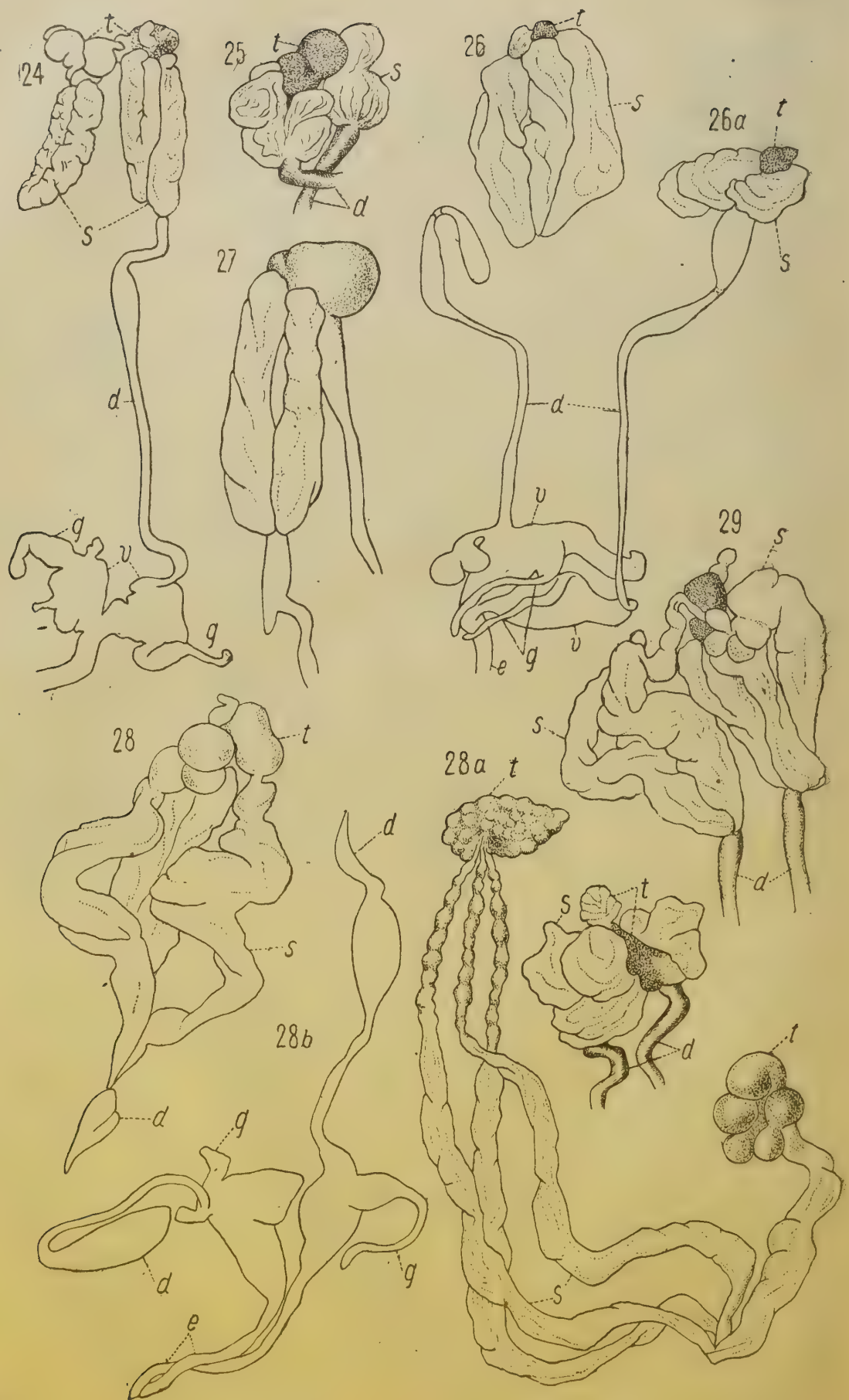
что первая представляет собой переднюю часть oviductus communis, обособившуюся от bursa copulatrix (они всегда встречаются только при наличии последней), а вторые—заднюю часть oviductus communis, развивающуюся из добавочного имагинального диска, дающего как женские, так и мужские части. Тесная связь выводного отверстия этого образования с valva подтверждает гомологию valvae и papillae genitales, на заднем конце которых открывается половое отверстие.


1
t
u
IX
a
p
v.p
v
s
2
u
p
IX
v.p
v
s
3
p.a
a.p
a.a
p.q
4
la
ob
p.g
p.a
5
t
v.d
g.a
v.s
d.e
p
6
ov
s
o
b.c
o.c
r.s
gs
7
g.s
g
e
r.s
o.c
d.r
d
b.c
8
VIII
IX
o
X
♂
9
o
VIII
IX
X
♀
10
s
♂
f
s.t
s.ch
11
s
s.t
f
s.ch
♀


1
2
3
pg
an
p.g.
p
VIII
IX
pa
a
x
z
4
v
VIII
IX
u
a
x
z
5
v
u
a
z
6
u
z
v
7
z
u
a
8
z
u
a
9
11
10
13
m
f
14
m
f
15
12
m
16
b
a


2
t
s
d
7
t
s
d
8
t
s
d
d
6
t
s
d
4
t
d
d
1
t
s
d
v
v
e
g
g
v
3
s
t
d
d
10
t
s
d
d
5
t
s
d
g
t
s
d
11
d
g
5a
d
v
g
e
v
12
t
s
d
14
t
s
d
13
s
t
d
15
s
s
d
16
s
t
d
d
g
v
v
e


18
t
d
s
d
s
17
t
s
d
g
v
v
g
e
19
t
s
d
19a
t
s
d
21
t
s
d
g
21a
d
g
v
e
20
t
s
d
22
23
t
s
d
23a
t
s
d
23b
d
v
e


24
25
26
26a
27
28
28a
28b
29
t
s
d
g
v
e

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

1. Копулятивный аппарат самца сбоку.
2. Копулятивный аппарат самца снизу; u—uncus; v—valva; s—saccus; p—penis t—tegumen; v.p—vallum penis; IX—кольцо IX сегмента.
3. Копулятивный аппарат самки сбоку.
4. Копулятивный аппарат самки снизу; P.a—papilla analis; p.g—papillae genitales; a.P — apoph. posterior; a.a—apoph. anterior.
5. Внутренний половой аппарат самца; t—семенники; v.d.—vasa deferentia; g. a—придаточные железы; v. s—vesicula seminalis; d. e—ductus ejaculatorius; p—penis.
6. Внутренний половой аппарат самки; ov—яичниковые трубки, s—яйцевые трубки; o—яйцевод; o. c—oviductus communis; h. c—bursa copulatrix; r. s—receptaculum seminis; g. s—glandula sebacea.
7. Oviductus communis с придатками. Обозначения те же, что и на предыдущем рисунке. Кроме того: d—ductus bursae; g—glandula receptaculi; l—lagaena rec.; d. r—ductus rec.
8. Куколка самца, VIII, IX, X,—VIII, IX, X сегменты; o—половое отверстие.
9. Куколка самки, VIII, X, X—VIII, IX, X сегменты; o—половое отверстие.
10. Усик самца, 11. Усик самки. Изображен только один ряд отростков; s— стебель усика; t—отростки; s. t—sensillae trichoideae; s. ch—sensilla chaetica.

Таблица II

1. Зачаток задней апофизы
2. Зачаток передней апофизы } (96 часов после закукливания).
3. Последние сегменты брюшка куколки самки снизу. Через 48 часов после закукливания; an—переднее половое отверстие; p—заднее половое отверстие; a—anus; p. a—зачаток papillae anales; z—выступ (Zapfen); VIII, IX, X—VIII, IX, X сегменты.
4—8. Последовательные стадии развития последних сегментов куколки самца; a—anus; v—valvae; u—uncus; z—выступ (Zapfen). Рис. 4 снизу, рис. 5 и 6, одна и та же стадия снизу и сбоку, рис. 7 и 8 сбоку.
9. Начало образования зубцов на усике самца.
10. Начало стягивания усика у самки.
11. Начало диференцировки усика у интерсексуальной самки.
12. Начало диференцировки усика у интерсексуального самца; m—отростки, развивающиеся по мужскому типу; i—развивающиеся по промежуточному типу. Рис. 12 сделан при несколько большем увеличении, чем рис. 9—11.
13. Отросток усика интерсексуального самца, разделение на мужской и женский участки.
14. Отросток усика интерсексуального самца. Расщепление отростка.
15. Отросток усика интерсексуального самца. Промежуточная форма.
16. Куколочная оболочка усика самца. Разделение на наружный (b) и внутренний (a) участки.

Таблицы III, IV и V

Изменения внутреннего полового аппарата у самцов интерсексов. Расположены в том же порядке, что и на табл. 7, т. е. по величине женских участков на крыльях.

Рис. 1 соответствует № 7 на табл 7. 2—8, 3—16, 4—40, 5—44, 6—45, 7—46, 8—47, 9—49, 10—51, 11—53, 12—57, 13—60, 14—64, 15—65, 16—68, 17—70, 18—71, 19—72, 20—73, 21—79, 22—80, 23—81, 24—83, 25—85, 26—88, 27—89, 28—92.

Обозначения: t—половые железы, s—образование яйцевых трубок; d—vas deferens; g—придаточная железа; e—ductus ejaculatorius.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN AUF DEN TAFELN

Tafel I

1. Kopulationsapparat des Männchens von der Seite.
2. Kopulationsapparat des Männchens von unten, u—Uncus, v—Valva, p—Penis, t—Tegumen, v. p—Vallum Penis, IX—Ring des IX Segments.
3. Kopulationsapparat des Weibchens von der Seite.
4. Kopulationsapparat des Weibchens von unten, p. a—Papilla analis, p. g—Papillae genitales, a. p—Apophysis posterior, a. a.—Apophysis anterior.
5. Innere Geschlechtsorgane des Männchens: t—Hoden, v. d—Vasa deferentia, g. a—Glandulae accessoriae, v. s—Vesicula seminalis, d. e—Ductus ejaculatorius, p—Penis.

6. Innere Geschlechtsorgane des Weibchens. o. v—Ovarialröhren, s—Eiröhren, o—Eileiter, o c—Oviductus communis, b.c—Bursa copulatrix, r. s—Receptaculum Seminis, g. c—Glandula sebacea.

7. Oviductus communis mit Appendices. Die Bezeichnungen sind mit den von Abb. 6 identisch. Ausserden d—Ductus Bursae, g—Glandula Receptaculi, l—Lagaena Receptaculi, d. r—Ductus Receptaculi.

8. Männliche Puppe. VIII, IX, X — VIII, IX, X Segmente, o—Geschlechtsöffnung.

9. Weibliche Puppe. VIII, IX, X—VIII, IX, X Segmente, o—Geschlechtsöffnung.

10. Antenne des Männchens, 11. Antenne des Weibchens,—Es ist nur eine Reihe von Fiedern dargestellt. S.—Fühlerschaft, f—Fiedern, s.t—Sensillae trichoideae, s.ch—Sensilla chaetica.

Tafel II

1. Anlage der hinteren Apophyse } 96 Stunden nach der Verpuppung,
2. Anlage der vorderen Apophyse. }

3. Die letzten Abdominalsegmente der weiblichen Puppe von unten. 48 Stunden nach der Verpuppung, an—vordere Geschlechtsöffnung, p—hintere Geschlechtsöffnung, a—anus, p.a—Anlage der Papilla analis, z—Zapfen, VIII, IX, X—VIII, IX, X Segmente.

4—8. Auf einander folgende Entwicklungsstadien der hinteren Abdominalsegmente der männlichen Puppe, a—Anus, v—Valvae, u—Uncus, z—Zapfen.—Abb. 4. von unten, 5 u. 6 ein und dasselbe Stadium von unten und von der Seite, 7 u. 8 von der Seite.

9. Beginn der „Ausschneiden" auf dem Fühler des Männchens.

10. Beginn der Zusammenschrumpfung der Fühleranlage des Weibchens.

11. Beginn der Differenzierung der Fühleranlage beim intersexuellen Weibchen.

12. Beginn der Differenzierung der Fühleranlage beim intersexuellen Männchen, m—Fiedern, die sich nach dem männlichen Typusentwickeln, i—die sich nach dem intermediären Typusentwickeln.

Die Abb. 7 ist bei einer stärkeren Vergrösserung als die Abb. 9—11 gemacht worden.

13. Antenne des intersexuellen Männchens. Teilung in männliche und weibliche Sektionen.

14. Antenne des intersexuellen Männchens. Übergangsform.

15. Antenne des intersexuellen Männchens. Spaltung der Fieder.

16. Puppenhülle der männlichen Antenne. Teilung in äussere (b) und innere (a) Partien.

Tafel III, IV und V

Die Veränderung des inneren Geschlechtsapparats bei den intersexuellen Männchen. Sie sind in gleicher Weise geordnet wie in der Tabelle, 7 d. h. nach der Grösse der weiblichen Bezirke auf den Flügeln.

№ 1 entspricht № 7 auf der Tab 7, 2—8, 3—16, 4—40, 5—44, 6—45, 7—46, 8—47, 9—49, 10—51, 11—53, 12—57, 13—60, 14—64, 15—65, 16—68, 17—70, 18—71, 19—72, 20—73, 21—79, 22—80, 23 - 81, 24—83, 25—85, 26—88, 27—89, 28—92.

Bezeichnungen: t—Geschlechtsdrüsen, s—Bildung der Eiröhren, g—Accessorische Drüse, e—Ductus ejaculatorius.

(Окончание в следующем выпуске)

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 ВЫП. 1

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕМЕЖАЮЩЕГОСЯ ГОЛОДАНИЯ НА РАЗВИТИЕ ГУСЕНИЦ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА

Предварительное сообщение

И. С. Скобло

Научный институт имени П. Ф. Лесгафта, Ленинград

ВВЕДЕНИЕ И МЕТОДИКА

Причины, определяющие продолжительность развития личиночной фазы насекомых, уже давно занимают внимание многих исследователей. Количество и качество поглощаемой насекомыми пищи сильно отражается на продолжительности развития личиночной фазы, и по этим вопросам в литературе накопился большой материал, который однако весьма противоречив. По данным одних исследователей голодание ускоряет развитие (Ежиков, Передельский, Пастухова), по другим данным голодание замедляет его (Платова), а некоторые исследователи указывают, что голодание то ускоряет то удлиняет продолжительность развития. Такие данные получал например Кржиженецкий (Krizenecky), работая с Tenebrio molitor. Однако противоречия эти только кажущиеся и обусловлены тем, что авторы применяли различные режимы голодания. Все авторы, которые намеренно или ненамеренно применяли режим перемежающегося голодания, т. е. такой режим, при котором периоды питания чередуются с периодами голодания, получили в результате удлинение сроков развития личиночной фазы. Это установлено работами Гофмана, Зейца, Копеца (Hofmann, Seitz, Kopeć), Парфентьева, Платовой, Синицкого и Шекера и ряда других. Однако никто из упомянутых исследователей количественно не выразил задерживающее влияние голодания, и обычно авторы указывают только, что развитие растягивается на несколько дней. Крупным методическим недостатком указанных работ является то, что обычно не учитывались отдельные стадии развития личиночной фазы и она принималась как нечто целое. Нетрудно однако показать, что игнорирование этого момента может привести к ошибкам. Покажем это на примере одной из новейших работ Синицкого и Шекера, вышедшей в 1933 г. Последние экспериментировали с тем же объектом, что и я — луговым мотыльком, — и опыты свои проводили над гусеницами четвертой и пятой стадий, которых они воспитывали при 27°. Синицкий и Шекер, следуя работам Копеца, заставляли гусениц переносить следующие режимы перемежающегося голодания:

1) 2 дня питания — 1 день голодания — 2 дня питания и т. д.;
2) 1 „ „ — 1 „ „ — 1 „ „ „ „ „
3) 2 „ „ — 2 „ „ — 2 „ „ „ „ „

Так как стадии авторами не учитывались, то голодание могло заставать гусениц в различные периоды развития, в силу чего и реакция гусениц на голодание могла быть очень различной. Это отчетливо видно из следующих примеров.

1. Гусеницы лишаются пищи, когда у них естественно в силу приближающейся линьки наступает отказ от пищи. При 27°, как показывают проведенные нами в течение осени 1933 г. опыты, четвертая стадия длится около 55 часов, а отказ от пищи наступает на 45—50-м часу. Понятно, что когда личинки в течение первых 48 часов получают пищу, а в последующие 24 часа голодают, то это голодание не окажет никакого воздействия на продолжительность четвертой стадии.

2. Гусеницы лишаются пищи в течение второй половины или последней трети данной стадии развития. В силу случайного характера времени голодания по отношению к отдельным стадиям возможны такие случаи, когда первый 24-часовой период голодания захватывал часть четвертой стадии и время естественного отказа от пищи после линьки в пятую стадию и следующая дача пищи совпадала с естественным началом питания. При последующем лишении пищи гусеницы будут уже в последней трети развития пятой стадии, а тогда голодание не задерживает, а ускоряет развитие.

3. Гусеницы лишаются пищи в начале стадии. Известно, что чувствительность гусениц к голоданию зависит от того, питались ли они после линьки или нет, и понятно, что время начала воздействия перемежающегося голодания должно сильно отразиться на продолжительности развития гусениц.

Распространенность подобных методических ошибок показывает то, что их делают все современные исследователи. В качестве второго примера можно указать на работу Гофмана, напечатанную в апреле 1933 г.

Кроме приведенных случаев возможны еще и другие, но и указанные примеры показывают, что необходимо при опыте учитывать стадии развития. Несоблюдение этого условия искажает постановку опыта и приводит к неопределенным результатам, не позволяющим количественно выразить задерживающего действия перемежающегося голодания.

Все это показывает необходимость точного учета стадий развития, с которыми ведутся опыты.

Работа была проведена на гусеницах лугового мотылька. Так как развитие каждой стадии протекает очень быстро и при оптимальной температуре наиболее длительная пятая стадия протекает в 60 часов, то было более рационально сократить как периоды питания, так и периоды голодания. В отдельных сериях подопытные гусеницы питались 2, 4, 12 и 24 часа в течение каждых суток, и соответственно они голодали 22, 20, 12, 8 и 0 часов в сутки. Каждая гусеница воспитывалась в отдельной пробирке. Наблюдения производились 3—4 раза в день, а иногда и чаще, и таким образом даты линек и история каждой подопытной гусеницы были известны с большой точностью. Кроме того подсчитывалось количество поглощаемой за стадию пищи; после окукления каждая куколка взвешивалась. Это дало возможность судить о влиянии степени голодания на упитанность гусениц, вес куколок, размеры бабочек и их плодовитость. Опыты проводились летом 1933 г. на исследовательском пункте ВИЗР по луговому мотыльку в селе Садовое Калмыцкой области.

Можно допустить, что продолжительность развития каждой стадии личиночной фазы будет определяться продолжительностью периодов голодания, режимом питания на предыдущих стадиях и стадией, которая будет подвергаться воздействию данного режима, так как можно предположить, что различные стадии развития будут неодинаково реагировать на один и тот же режим голодания.

Несомненно, что внешние условия (температура, влажность и т. д.) имеют большое влияние на продолжительность развития в условиях перемежающегося голодания. Однако — эта тема самостоятельного исследования, и в условиях, при которых проводилась эта работа, невозможно было поддерживать константную температуру. Но так как большинство опытов было проведено одновременно и все гусеницы находились в однородных условиях температуры и влажности, то это позволяет думать, что нижеприводимые числовые данные отражают действительное влияние перемежающегося голодания.

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПЕРИОДОВ ГОЛОДАНИЯ

Влияние каждого из этих моментов рассмотрим отдельно. На табл. 1 представлено влияние продолжительности периодов голодания на длительность развития гусениц пятой стадии, которые до опыта получали полное питание.

Таблица 1

Влияние продолжительности периодов голодания на длительность развития пятой стадии (кормовое растение — лебеда)

Число часов питания в сутки	Продолжительность развития пятой стадии в часах	Продолжительность развития в %
24 Контроль	60,4	100
12	79,2	131 = 31
4	128	212 = 112
2	229,5	380 = 280

Эта таблица показывает, что с удлинением периода голодания продолжительность развития, которая вычислена и здесь только до момента отказа от пищи, увеличивается. Увеличение это тем больше, чем больше периоды голодания и чем короче периоды питания между ними. Так, голодание в течение 12 часов в сутки удлиняет развитие пятой стадии на 31%, увеличение периода голодания до 20 часов увеличивает развитие на 112%, а последующее увеличение периода голодания на 2 часа, т. е. до 22 часов в сутки, удлиняет развитие уже на 280%. Таким образом последние 2 часа вызвали бо́льшую задержку, чем предыдущие 20 часов, и это показывает, что чувствительность гусениц к голоданию увеличивается с удлинением периодов голодания. В таблице представлены средние цифры. Вариации продолжительности развития тем больше, чем дольше периоды голодания, но они почти не заходят друг за друга, как это видно из следующих цифр. В контроле при полном питании продолжительность развития пятой стадии колеблется от 55 до 63 часов, при 12 часах голодания — от 73 до 84 часов, при 20 часах голодания — от 101 до

165 часов, а при 22 часах голодания в течение каждых суток продолжительность развития колеблется от 153 до 367 часов.

Представляет большой интерес тот факт, что гусеницы, способные переносить очень длительное, систематическое голодание и питаясь только по 2 часа в сутки, благополучно проделывают весь свой цикл развития и метаморфоз[1]. Около 50% гусениц, воспитывавшихся на таком режиме, нормально окуклились и дали впоследствии бабочек, которые при получении дополнительного питания отложили в наших культурах вполне нормальные, жизнеспособные яйца.

ВЛИЯНИЕ РЕЖИМА ПИТАНИЯ НА ПРЕДЫДУЩИХ СТАДИЯХ

Приведенными данными влияние длительности периодов голодания выявляется с достаточной полнотой. Рассмотрим теперь значение режима питания на предыдущих стадиях на продолжительность развития последующих стадий. С этой целью сравним длительность развития пятой стадии у трех серий гусениц, которые все голодали по 12 часов в сутки, причем одна серия голодала только на пятой стадии развития, вторая — на четвертой и на пятой, а третья голодала на трех последних стадиях. Из табл. 2, на которой представлены результаты этих опытов, вытекает, что история каждой гусеницы, режим питания ее на предыдущих стадиях очень сильно отражаются на длительности развития последующих стадий. Эти цифры показывают закономерное удлинение продолжительности пятой стадии с увеличением числа стадий, подвергающихся воздействию режима 12-часового голодания в течение каждых суток. Один и тот же эфект — удлинение развития на 111—112% — может быть достигнут или голоданием на 20 часов в сутки в течение одной только пятой стадии или голоданием по 12 часов в сутки, но в течение трех последних стадий.

Таблица 2

Длительность развития пятой стадии в зависимости от числа стадий, в течение которых гусеницы голодали по 12 часов в сутки (кормовое растение — лебеда)

Стадии, на которых гусеницы голодали по 12 часов в сутки	Продолжительность развития			
	L IV в часах	L IV в %	L V в часах	L V в %
Контроль	60	100	60	100
Пятая стадия	—	—	79	131
Четвертая и пятая стадии	56	93	83	147
Третья, четвертая и пятая стадии . . .	96	160	127	211

— стр. 161.

[1] Необходимо отметить, что вследствие технического недосмотра гусеницы этой серии при второй даче корма питались не 2 часа, а 8 часов. Однако это нисколько не изменяет самого факта, так как в повторных сериях были получены аналогичные результаты.

ВЛИЯНИЕ РЕЖИМА ГОЛОДАНИЯ НА РАЗЛИЧНЫЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ

Пузырный, Синицкий и Шекер доказали, что чувствительность гусениц лугового мотылька к голоданию усиливается с возрастом гусениц. В то время как на 1-м и 2-м днях жизни гусеницы способны выносить голодание только в течение одних суток, на 8—9-м дне жизни они могут вынести голодание в течение четырех суток. Совершенно естественно предположить, что реакция гусениц на перемежающееся голодание будет зависеть от стадии развития. Для выяснения этого момента сравним длительность развития гусениц третьей, четвертой и пятой стадий, каждая из которых только с этой стадии начала подвергаться воздействию режима 12-часового голодания в течение каждых суток. Данные этих опытов сведены в табл. 3.

Таблица 3

Длительность развития гусениц различных стадий при голодании по 12 часов в сутки

Режим питания	Длительность развития		
	L III	L IV	L V
Контроль (в часах)	58	60	60
Голодание по 12 часов в сутки (в часах)	118	56	79
Длительность развития в процентах к контролю . .	204	93	131

Сравнивая длительность развития третьей и пятой стадий, мы видим, что один и тот же режим голодания вызвал значительно большее удлинение развития третьей стадии, нежели пятой. К сожалению у нас нет материалов по чувствительности к перемежающемуся голоданию гусениц второй и первой стадий, и потому можно только в качестве предположения допустить, что один и тот же режим голодания будет тем сильнее удлинять развитие, чем моложе гусеницы. Однако наряду с этим таблица показывает, что перемежающееся голодание может, хотя и очень слабо, ускорить развитие. Длительность четвертой стадии в серии, которая с этой стадии только и начала голодать, в среднем на 4 часа, или на 7%, короче контроля. Продолжительность развития гусениц четвертой стадии в контрольной серии колебалась от 48 до 69 часов, а в экспериментальной серии она колебалась от 50 до 60 часов. Гусеницы в этой опытной серии после третьей дачи пищи уже не питались, и следовательно отказ от пищи наступил в течение второго периода голодания, т. е. между 36 и 48 часами их развития. Имеющиеся материалы недостаточны для утверждения об ускорении развития при перемежающемся голодании, но они отчетливо показывают, что различные стадии развития личиночной фазы неодинаково реагируют на один и тот же режим голодания. Это еще раз показывает необходимость точного учета стадий, с которыми ведутся опыты. Таким образом можно считать установленным, что при перемежающемся голодании скорость развития каждой стадии гусеничной фазы лугового мотылька зависит от следующих моментов: 1) продолжительности периодов голодания, 2) числа стадий, испытывавших данный режим голодания, или иначе от всей предшествовавшей истории гусеницы, и 3) от особенностей каждой данной стадии.

Если длительность развития находится в прямой зависимости от продолжительности периодов голодания, то число часов питания в течение каждой стадии и количество выделяемых экскрементов не могут иметь такой прямой связи. Это вытекает уже из того, что чем дольше идет развитие, тем больше и периодов голодания и периодов питания. Поэтому несмотря на меньшую продолжительность каждого периода питания прямой пропорциональности между числом часов питания и количеством выделяемых экскрементов, с одной стороны, и продолжительностью периодов голодания, с другой стороны, быть и не должно. Это ясно видно из табл. 4, в которой сопоставлены число часов питания, количество выделяемых экскрементов и средний экскременто-час за пятую стадию для трех серий гусениц, которые в различной степени голодали только на пятой стадии. Гусеницы, питавшиеся по 12 часов в сутки, получали пищу 3—4 раза, питавшиеся 2 часа в сутки получали пищу 11—13 раз. Уже в силу только этого обстоятельства прямого соответствия между продолжительностью периодов голодания и количеством выделяемых за стадию экскрементов не может быть.

Таблица 4

Влияние длительности периодов перемежающегося голодания на число часов питания, количество выделяемых экскрементов и средний экскременто-час за пятую стадию (кормовое растение — лебеда)

Число часов питания в сутки	Число часов питания за пятую стадию	Количество выделяемых экскрементов за пятую стадию	Средний экскременто-час за пятую стадию
24	56	268	4,8
12	43	230	5,5
4	18	82	4,6
2	25	180	7,2

Второй причиной этого несоответствия является то, что интенсивность питания, т. е. количество поглощаемой в периоды кормления за единицу времени пищи, даже при наиболее сильном голоданий не уменьшается, а, наоборот, имеет тенденцию к увеличению. Эта тенденция ясно видна из табл. 4, в которой приведен средний экскременто-час за всю стадию, но еще более рельефно она выступает на табл. 5. В этой таблице сопоставлена средняя интенсивность питания трех серий гусениц, из которых одна служила контролем и питалась непрерывно, вторая серия голодала по 12 часов в сутки, а третья серия голодала 22 часа в течение каждых суток. Римскими цифрами в таблице обозначены периоды кормления, которые само собой разумеется по своей длительности у всех трех серий различны. Из таблицы совершенно очевидно, что интенсивность питания у голодающих гусениц не только не падает, но, наоборот, имеет явную тенденцию к увеличению с возрастанием длительности периодов голодания. Однако к этому необходимо сделать следующую оговорку.

Таблица 5

Влияние длительности периодов перемежающегося голодания на интенсивность питания за время кормления (кормовое растение — лебеда)

Число часов питания в сутки	Количество экскрементов в 1 час					
	I	II	III	IV	V	VI
24	2,96	4,45	6,26	5,74	3,54	—
12	4,18	5,82	6,61	5,44	—	—
2	5,42	4,46	8,17	11,67	7,66	9,42 и т. д.

Источником, за счет которого выделяются экскременты в периоды голодания, является пища, поглощенная гусеницами за время их питания. Так как экскременто-час должен представлять собой единицу, выражающую количество поглощаемых веществ за единицу времени в период питания, то для вычисления ее необходимо складывать число экскрементов, выделенных за время питания и за период голодания, и сумму их делить на число часов питания. Однако за периоды голодания выделяются экскременты меньшие по величине, и поэтому нужно считать, что экскременто-час у гусениц, питавшихся 2 часа в сутки, несколько преувеличен.

Из табл. 4 отметим еще следующий момент. Гусеницы, питавшиеся по 4 часа в сутки, за всю пятую стадию питались 18 часов и выделили в среднем 82 экскремента, что составляет около 30% по отношению к контролю. В этой серии имеются также экземпляры, которые за всю стадию питались 13—14 часов и выделили 60—65 экскрементов, т. е. меньше 25% контроля. Это позволяет думать, что для осуществления процесса линьки гусеницам лугового мотылька вовсе нет необходимости поглощать количество пищи, съедаемое ими обычно, и что не рост гусениц является определяющей причиной, вызывающей наступление линьки.

ЗНАЧЕНИЕ КАЧЕСТВА ПИЩИ ПРИ ПЕРЕМЕЖАЮЩЕМСЯ ГОЛОДАНИИ

Кроме разобранных моментов на длительность развития личиночной фазы оказывает еще очень большое влияние качество пищи. В условиях работы делать химический анализ пищи было невозможно, и поэтому приходилось ограничиваться воспитанием гусениц на различных кормовых растениях.

Таблица 6

Влияние перемежающегося голодания на продолжительность развития, число часов питания и количество выделяемых экскрементов за пятую стадию и вес куколок при питании полынью (кормовое растение — Artemisia maritima)

Стадии, подвергавшиеся воздействию голодания	Число часов питания в сутки	Количество экскрем. за пятую стадию	Количество экскрем. в % к контролю	Продолжительность развития LV в часах	Продолжительность развития в % к контролю	Продолжительность питания в часах за 5-ю стадию	Продолжительность питания в % к контролю	Вес куколок в мг	Вес куколок в % к контролю
Контроль	24	229	100	101	100	98	100	24,3	100
LIV и LV	20	220	96	116	114	91,5	93	18,8	77
LIII LIV и LV . .	16	343	150	231	228	161	164	16,0	66

На табл. 6 представлены результаты опытов по влиянию перемежающегося голодания при питании полынью — Artemisia maritima. Несомненно, что влияние полыни как кормового растения следовало бы разобрать так же подробно, как это сделано в отношении лебеды, но в целях сокращения изложения в этой таблице приводится ряд данных, характеризующих значение кормового растения в условиях перемежающегося голодания. Сравнение продолжительности развития пятой стадии в контроле на лебеде и полыни показывает, что на полыни она длится вместо 60 101 час, или, иначе, полынь удлиняет развитие пятой стадии по сравнению с лебедой почти на 70%. Несомненно, что чувствительность гусениц к голоданию и удлинение их развития должно быть больше при питании полынью, чем при питании лебедой. Это мы и видим в двух последующих сериях. В первой гусеницы питались 20 часов и голодали только 4 часа в сутки, и несмотря на такое кратковременное голодание длительность пятой стадии в среднем увеличилась на 15 часов, или, иначе, на 14%. Что это не случайно, видно из следующих цифр. В контроле продолжительность этой стадии варьирует от 95 до 112 часов, а в опытной серии наблюдались следующие цифры: 75, 97, 120, 123, 125, 134 и 134 часа. В одном случае здесь имеется ускорение развития, но во всех остальных удлинение развития выражено достаточно четко. Полынь является главным кормовым растением гусениц лугового мотылька в местах его основных гнездилищ. Такие периоды голодания гусеницам несомненно приходится испытывать в природе во время ночных понижений температуры или вследствие чрезмерного нагревания в течение дня. В Калмыцкой степи летом 1933 г. вес куколок колебался от 19 до 50 мг, и можно думать, что голодание гусениц является одной из основных причин такого большого колебания веса куколок. Удлинение развития пятой стадии у третьей серии гусениц, которые в течение трех последних стадий голодали по 8 часов в сутки, больше, чем в аналогичной серии кормившихся лебедой. В этой серии пятая стадия длилась 231 час, т. е. почти 10 суток, и это указывает на очень большое значение качества пищи.

Гусеницы, которые питались по 16 часов в сутки, за всю пятую стадию выделили 343 экскремента, или на 50% больше контроля. Таким образом голодающие гусеницы выделили больше экскрементов или, иначе, поглотили большее количество пищи, чем контрольные. Самый факт этот вполне понятен, если учесть, что они за пятую стадию питались 161 час и что голодание не уменьшает интенсивности питания. Однако вес куколок, как это видно из таблицы, непрерывно падает с возрастанием длительности периодов голодания, и наименьшим он является у гусениц, выделивших наибольшее количество экскрементов. Можно думать, что одной из причин такого систематического снижения веса куколок является значительное увеличение общей продолжительности стадии, вследствие чего поглощаемые вещества не накопляются в организме гусеницы в виде запасов, а расходуются на вегетативные функции.

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА ВЕС КУКОЛОК

В предыдущей работе мной было установлено, что корреляция между весом куколок и плодовитостью вышедших из них бабочек больше 80%. Вес куколок является таким образом хорошим показателем плодовитости вышедших из них бабочек, и потому понимание причин, изменяющих вес куколок, очень важно. Тот факт, что длительность периодов голодания оказывает влияние на вес куколок,

вытекает уже из табл. 6. Однако несомненно, что и число стадий, подвергающихся воздействию голодания, также должно оказывать большое влияние на вес куколок. На табл. 7 представлены данные по влиянию 12-часового голодания в течение каждых суток на вес куколок у трех серий гусениц.

Таблица 7

Вес куколок в зависимости от числа стадий, в течение которых гусеницы голодали по 12 часов в сутки (кормовое растение — лебеда)

Стадии, на которых гусеницы голодали по 12 часов	Количество экскрементов за пятую стадию	Количество экскрементов в % к контролю	Вес куколок в мг	Вес куколок в % к контролю
Контроль	268	100	45,2	100
Пятая стадия	239	89	32,2	71
Четвертая и пятая стадии	232	87	27,8	61
Третья, четвертая и пятая стадии . . .	270	101	18,7	41

Одна из этих серий голодала только в течение пятой стадии, другая — в течение четвертой и пятой и третья — в течение трех последних стадий. Таблица показывает, что число стадий, подвергающихся воздействию одного и того же режима питания, сильнейшим образом отражается на весе куколок. Голодание на одной пятой стадии вызвало уменьшение веса на 29%, на четвертой и пятой стадии — на 39 % и на трех последних стадиях — на 59%. Уменьшение веса куколок идет непропорционально числу выделяемых экскрементов, и гусеницы, выделившие наибольшее число экскрементов, дали наименьших куколок. Раньше уже указывалось, что с увеличением числа стадий, подвергающихся воздействию одного и того же режима питания, длительность пятой стадии непрерывно увеличивается. Можно думать, что и тут непрерывное падение веса куколок обусловливается расходованием большей части поглощаемых веществ на вегетативные функции.

Режим питания у всех трех серий гусениц был один и тот же. Вся разница между ними заключалась в том, что к моменту линьки в пятую стадию они имели различный вес в силу голодания на предыдущих стадиях. Это обстоятельство позволяет высказать предположение, что начальный вес гусениц сильно отражается на их конечном весе и что следовательно вес гусениц в конце данной стадии находится в зависимости от веса ее в начале стадии. Это допущение предполагает, что две гусеницы с различным весом даже при полном питании в течение стадии будут иметь в конце стадии также различный вес. Подтверждение этому выводу можно найти в работе Пржибрама по росту — Tenodera oridifolia Stoll. Просматривая приводимую ими таблицу веса личинок 7, 8 и 9-й стадии, можно заметить определенное соответствие между начальным и конечным весом личинок в течение каждой стадии. Это соответствие видно из табл. 8, являющейся небольшой выдержкой из работы Пржибрама.

Таблица 8

Зависимость между весом личинок Tenodera oridifolia Stoll в начале 7-й и 8-й стадии (из Пржибрама)

№ линьки \ № личинки	12	15	19	21	Примечание
7	0,6136	0,3562	0,3913	0,5092	Вес приведен в граммах
8	1,3407	0,6423	0,7650	1,1659	

Личинки взвешивались автором после линьки до начала питания. Такого рода данные можно найти в ряде других работ по росту насекомых, но несомненно однако, что вопрос этот более сложен и требует специального исследования. Если предположение, что конечный вес гусениц данной стадии зависит от веса их в начале стадии, тогда голодание даже только на первый или только на второй стадии не пройдет бесследно и отразится на весе куколок. В таком случае это будет еще одна причина, влияющая на изменение веса куколок.

Вес куколок, вышедших из гусениц, кормившихся полынью, значительно ниже веса куколок, вышедших из гусениц, кормившихся лебедой. Это вероятно определяется качеством полыни как пищи, более высокой температурой в период, когда проводились эти опыты, и еще очевидно состоянием полыни, так как по проводившимся одновременно определениям в ней было значительно меньше воды. Таким образом при перемежающемся голодании вес куколок определяется: 1) длительностью периодов голодания, 2) числом стадий, подвергающихся воздействию голодания, и следовательно всей историей гусеничной фазы, и 3) качеством (видом) кормового растения и его состоянием.

Из приведенных таблиц видно, как сильно может быть изменен вес куколок путем воздействия только перемежающегося голодания на гусеничную фазу. Подобные и еще более сильные изменения получены применением других режимов голодания. Размеры тела насекомых стоят в тесной связи с весом куколок, а следовательно и с характером питания гусеничной фазы. В нашем экспериментальном материале наибольшая длина переднего крыла колеблется от 6 до 12 мм.

Размеры тела насекомых в природе также очень сильно вариируют, и в литературе имеется много на это специальных указаний, а в ряде систематических определителей приводятся даже пределы вариации. Изложенные материалы позволяют думать, что одной из основных причин, определяющих колебание величины насекомых в природе, являются режим питания и количество поглощаемой на гусеничной фазе пищи.

В настоящее время в литературе накопился материал, указывающий, что нет такого процесса в жизнедеятельности насекомых, который прямо или косвенно не зависел бы от питания. Качество и количество пищи и режим питания сильнейшим образом отражаются на продолжительности развития и росте гусеничной фазы, длительности жизни имагинальной фазы, яйцепродукции, размерах насекомых и т. д. Все это заставляет считать пищу экологическим фактором исключительно большого значения, который необходимо изучать

так же подробно и детально, как и температура, влажность и другие элементы среды.

ВЫВОДЫ

1. При изучении влияния перемежающегося голодания на продолжительность развития личиночной фазы необходимо проводить опыты с каждой стадией развития отдельно. Игнорирование этого момента и работа со всей личиночной фазой как с целым ведут к крупным ошибкам.

2. Чем короче длительность периодов питания и чем следовательно больше длительность периодов голодания в течение каждых суток, тем сильнее это отражается на длительности развития каждой стадии.

3. Больше 50% гусениц проделывает весь свой метаморфоз и дает вполне жизнеспособных бабочек при питании на пятой стадии в течение только 2 часов в сутки и 22-часового голодания в течение каждого дня. Длительность развития пятой стадии при таком режиме голодания увеличивается почти в пять раз.

4. Длительность развития каждой стадии зависит от режима питания предшествующих стадий. При одном и том же режиме голодания длительность развития последней стадии тем больше, чем с более ранней стадии гусеницы находились на этом режиме голодания.

5. Различные стадии развития различно реагируют на один и тот же режим голодания. Так, при голодании по 12 часов в сутки развитие третьей стадии удлиняется на 104%, развитие четвертой стадии вовсе не замедляется, а развитие пятой стадии удлиняется только на 31%.

6. Качество пищи оказывает большое влияние на продолжительность развития при перемежающемся голодании. Голодание в течение восьми часов в сутки при кормлении гусениц полынью вызывает большее удлинение развития, чем голодание по 12 часов в сутки при кормлении гусениц лебедой.

7. Все моменты, отражающиеся на удлинении развития личиночной фазы, ведут к уменьшению веса куколок. Вес куколок понижается тем сильнее, чем больше длительность периодов голодания. Качество пищи также сильно отражается на весе куколок.

8. Интенсивность питания в периоды кормления у голодающих гусениц не уменьшается по сравнению с контролем. У очень сильно голодающих гусениц интенсивность питания даже увеличивается.

9. Между количеством выделенных экскрементов или, иначе, количеством поглощенной пищи и весом куколок нет прямой пропорциональной связи. Чем больше длительность развития, тем больше периодов кормления и следовательно тем больше количество выделяемых экскрементов. В силу растянутости развития большая часть веществ из поглощаемой пищи расходуется на вегетативные функции, и в силу этого прямой связи между количеством выделяемых экскрементов и весом куколок быть не может.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ежиков И. И., О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух, Русск. зоолог. журн., т. II (3—4); 110—121, 1917.—2. Ежиков И. И., Об анатомической изменчивости под прямым влиянием внешних условий. Опыты над мясными мухами, Русск. зоолог. журн., т. III (1—2); 124—137, 1922.—3. Платова А. Д., Влияние питания и темноты на плодовитость бабочек Bombyx mori L., Труды Центр. шелковод. станции РСФСР, т. III (1—4); 9—33, 1928.—4. Пузырный Р. Г., Влияние голодания гусениц лугового мотылька на их метаморфоз. Луговой мотылек в 1929—1930 гг. Сборник статей под редакцией Зверезомб-Зубовской. Книга первая, стр. 105—110, 1931.—

5. Синицкий и Шекер, О влиянии голодания гусениц лугового мотылька Loxostege sticticalis L. на продолжительность личиночной фазы и плодовитость бабочек. Научн. зап. Цукр. пром., кн. XXXIII, стр. 77—89, 1933—7. Скобло И. С., Влияние голодания в личиночной фазе и дополнительного питания на плодовитость бабочек лугового мотылька, рукопись, 1934.—8. Křizenecky I., Über die beschleunigende Einwirkung des Hungers auf die Metamorphose, Biol. Zentribl, Bd. 34 (1); 46—59, 1914.—9. Peredelsky A. A. u. Pastuchowa A., Einfluss der Nahrungsmengen auf die Dynamik Erscheinungen im Leben der Schmeissfliege, Biologia Generalis, Bd. IV (3); 327—352, 1930.—10. Przibram H. u. Brecher. L., Wachstumsmessungen an Tenodera aridifoila Stoll. einer Japanischen fang Heuschrecke, Roux Arch, f. Entwickl. Mech. d. Org., Bd. 122 (1); 251—279, 1930.—11. Singh Pruthi, Studies on insect metamorphosis III. Influence of starvation., Brit. Journ. of Exper. Biol., v. 3 (1); 1—8, 1925

INFLUENCE OF THE INTERMITTENT STARVATION OF THE DEVEZOPMENT OF THE LARVAE OF MEADOW-MOTH (LOXOSTEGE STICTICALIS L.)

J. S. Skoblo

Summary

1. When studying the effect of the intermittent starvation upon the length of development of larval phase it is necessary to carry out experiments with each stage separately. Jgnoring this factor and carrying out experiments on the larval phase as a whole results in serious errors.

2. The shorter periods of feeding and consequently the longer starvation periods during each 24 hours the stronger their effect upon the length of development of each stage.

3. More than 50% of larvae fed only for 2 hours a day and starving for 22 hours accomplish their complete metamorphosis and produce moths being fully capable of living.

4. Length of development of each stage depends upon the feeding regimen during the previous stage. Using the same starving regimen, development of the last stage is the longer, the earlier was the stage at which larvae were subjected to this regimen.

5. At different stages of development larvae react different to the same starvation regimen. Thus starving for 12 hours a day increases the duration of the development of the third stage by 104%, that of the 4th stage does not increase at all while the development of the 5th stage increases only by 31%.

6. Nature of food greatly influences the length of development under conditions of intermittent starvation. Starving for 8 hours a day at feeding larvae on worm-wood results in greater increasing of development than starving for 12 hours a day at feeding on goose-foot.

7. All factors influencing the development of larval phase result in decreasing in weight of pupae. Decrease in weight of pupae is the greater the longer starvation periods and the earlier larvae were subjected to starvation effect. Nature of food also highly effects the weight of pupae.

8. Intensity of nourishment during feeding periods of starving larvae does not decrease as compared to control. With very strongly starving larvae intensity of feeding even increase.

9. There is no direct proportion between the quantity of excrement passed, that is amount of food consumed, and the weight of pupae. The longer the development, the more there are feeding periods and consequently the more excrement passed. Owing to the lengthening of development the most part of substances consumed are spent on vegetative functions; therefore there cannot exist direct connection between the number of excrement passed and the weight of pupae.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 ВЫП. 1

1. О ТИПАХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ФОРМ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ (APIS MELLIFERA L.)

(Материалы к полиморфизму общественных насекомых)

Ч. I Морфологические данные

П. М. Комаров

I. ВВЕДЕНИЕ

Литература по вопросу о полиморфизме медоносной пчелы весьма обширна. Большим недостатком многих работ является попытка авторов, не учитывая проявления многообразия самого полиморфизма, на основе изученного ими лишь одного какого-либо признака наметить путь эволюции и построить родословное древо пчелиной семьи. Укажу хотя бы на попытку Альтена (1), изучавшего головной мозг (надглоточный ганглий) многих представителей перепончатокрылых, Армбрустера (2)—партеногенез некоторых одиночных пчел, Буттель-Реепена (3) и Еринг (4) — отдельные вопросы биологии одиночных и общественных пчел, Малышева (5) — строительные инстинкты и воспитание потомства и т. д. Если и имеется ряд работ, где полиморфизм пчелиной семьи затрагивается более широко, например работа Демоля (6)—о пчелиной матке как „атавистической" форме или проф. Кожевникова (7) — об изменчивости полиморфных признаков пчелы, то обычно они страдают или некритическим, весьма поверхностным подходом к разбираемому объекту (Демоль) или недостаточностью исследования, произведенного на весьма ограниченном по численности материале и в котором не затрагивались многие весьма важные с биологической точки зрения признаки, как например слюнные железы, нервная система и т. д. (Кожевников). Весьма показательна в этом отношении „эволюция" взглядов последнего автора, который в результате десятилетней работы пришел к следующему выводу: „Несомненно, что пчела стоит среди Hymenoptera на высшей ступени эволюции. Влияния внешней среды превратились главным образом в стимулы для развития того и другого строго определенного и утратившего способность к широкой изменчивости зачатка... Жизненный режим вида вылился в строго определенные формы" (7). Но после дополнительных исследований, произведенных в последнее время рядом авторов (Клейн, Кожевников, Беккер и др.) на более многочисленном материале, и получения первых переходных форм резко изменился взгляд проф. Кожевникова,—теперь он

пишет: „С филогенетической точки зрения Apis mellifera L. в ее теперешнем состоянии—весьма молодая форма, еще не закончившая вполне своей эволюции. Это последнее звено в эволюционном ряду Apidae, еще не успевшее приобрести окончательной устойчивости своей организации, чем и объясняется совершенно необычайная изменчивость не только внешних признаков, но и важных внутренних органов, чего не наблюдалось в таком большом масштабе ни у одного животного под влиянием лишь условий питания“ (8).

Вопрос о полиморфизме пчел таким образом получил благодаря новым исследованиям иное освещение, добыты новые данные, которые заставляют более детально и критически просматривать весь накопленный как литературный, так и фактический материал. Настоящая работа представляет попытку в этом направлении: первая статья посвящена совершенно новому явлению в пчелиной семье — переходным формам между маткой и рабочей пчелой Apis mellifera L. Автор вполне сознает, что трудно сейчас дать исчерпывающие ответы на вопросы происхождения полиморфизма пчел, которые возникали раньше и возникают в настоящее время. Свою же работу автор рассматривает как попытку наметить тот путь, по которому должно итти его исследование — изучение вопроса о промежуточных формах между пчелой и маткой, которому и будут посвящены две статьи: настоящая — о морфологии переходных форм и вторая, служащая продолжением первой,—о причинах и условиях возникновения этих форм.

II. ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

Почти одновременно два исследователя на основе фактического материала пришли к двум диаметрально противоположным взглядам на диморфизм женских особей пчелиной семьи. Кожевников (7) в 1904 г. следующими словами закончил свою многолетнюю работу о полиморфизме пчел: „Переходных форм между стазами нет, проявления соматогенной изменчивости ничтожны.. Зародышевая плазма, прочно закрепив в себе выработанные отбором качества, властно проявляет себя в пределах всего двух направлений развития—матки и рабочей пчелы“. Напротив Клейн (10) в том же году указал, что „при массовом производственном выращивании маток нередко находишь существо, которое на первый взгляд как по виду, так и по поведению похоже на маленькую матку, но при более тщательном осмотре помимо незначительной величины несет признаки рабочей пчелы, среди которых в первую очередь проявляются форма головы и наличие корзиночки на задней ножке“. Необходимо отметить, что этот исследователь, не будучи зоологом, вполне разбирался как в проявлении гинандроморфизма пчел, так и в наличии переходной формы между маткой и рабочей пчелой и правильно отметил, что „переходная пчела (die Übergangsbiene) между маткой и рабочей пчелой вполне симметрично сформирована во всех частях и сама по себе является вполне развитым животным, каким является взрослая матка или рабочая пчела“.

Но, как часто бывает в таких случаях, открытие Клейна осталось незамеченным, и лишь в 1913 г. проф. Цандер совместно с Лошелем и Мейером впервые экспериментально ставят вопрос о возникновении диморфизма женских особей пчелиной семьи, разрешение которого они ищут сперва в постэмбриональном развитии матки и рабочей пчелы, а затем в специально поставленных опытах (11). Широко задуманный план работ прерывает империалистическая война, и все исследования ограничиваются первой частью.

Первая переходная форма у нас в Союзе была обнаружена мной случайно летом 1919 г. на Измайловской пасеке во время работ по искусственному выводу маток. Две таких „матки“ были мной переданы проф. Г. А. Кожевникову. Это была первая переходная форма, попавшая в руки зоолога, и их описание, правда краткое, дал Кожевников в 1921 г. (8). Помимо признаков, указанных еще Клейном (форма головы, наличие корзиночки, хоботка), Кожевников дал ряд новых признаков, характерных для переходных форм. Так, кокон был маточного типа; верхняя челюсть более походила на верхнюю челюсть рабочей пчелы; щеточка на первом членике имела характерные щетинки для сбора пыльцы, но правильность рядов щетинок сбивали добавочные щетинки; половые органы построены по типу матки: одна матка имела 60 яйцевых трубок в одном яичнике (нормально по Кожевникову число яйцевых трубок у маток колеблется в пределах 110—173). Ряд опытов, проведенных проф. Кожевниковым (в 1920—1924 гг.), частично увенчался успехом, и он получил переходные формы, но подробного описания их не дал (12).

Задуманный Цандером еще в 1913 г. план работ по выяснению причин возникновения диморфизма женских особей пчелиной семьи осуществил в 1925 г. Беккер (10). Последний, совершенно справедливо оценивая в своей работе опыты Клейна как имеющие историческое значение, в то же время отмечает их недостаток и с технической и с биологической точки зрения, а также и чрезмерную краткость в характеристике немногих признаков переходных форм, взятых им для описания.

Повторение опытов Клейна Беккером с более точным учетом самой экспериментальной работы не только внесло ясность в вопрос о причинах возникновения переходной формы пчелы, но и позволило наладить технику массового получения переходных форм.

Беккер в своей работе коснулся лишь изучения куколок переходной формы, а сами признаки подвергались биометрической обработке. Для этой цели были взяты: половая система—число яйцевых трубок, высота и диаметр яичника, ширина и длина семяприемника, степень развития верхнечелюстной и глоточной желез (в условных единицах). Следовательно Беккер ограничился изучением исключительно внутренних органов, резко диференцированных у матки и у рабочей пчелы: сильно развитая половая система матки недоразвита у пчел, хорошо развитая у рабочей пчелы глоточная железа отсутствует у матки, верхнечелюстная железа матки по объему вдвое превышает ту же железу у рабочей пчелы.

Всего Беккером изучено было 24 куколки матки (из них 5 взяты из коллекции Цандера и 3 от Лешеля), которые дали „эволюционный“ ряд постепенного количественного перехода изучаемого автором маточного признака к признаку рабочей пчелы. Краткое морфологическое описание переходной формы в работах Клейна, Кожевникова и Беккера не может в полной степени удовлетворить нас, и вполне естественно было мое желание иметь живые переходные формы, дать хотя бы краткую характеристику их поведения и расширить морфологию этих „маток“.

III. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Согласно принятому мной плану изложения своих работ мне приходится всю методику по получению переходных форм перенести во вторую статью, так как с ней тесно связан вопрос о причинах возникновения самой переходной формы. Здесь же я только отмечу, что кроме переходной формы, описанной Клейном, Беккером и проф. Ко-

жевниковым, мной был открыт новый тип переходной формы. В своем дальнейшем изложении я буду различать два типа переходных форм: тип матки и тип рабочей пчелы. Что же касается методики морфологического изучения того или другого органа, то она протекала обычным путем, т. е. орган или часть хитинового скелета отпрепарировался, если нужно красился эозином или борным кармином, проводился через спирты и заделывался в канадский бальзам. Все мои рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Лейтца, и контур органа передан точно.

IV. СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Общий вид и поведение промежуточных форм

Промежуточная форма типа матки сильно варьирует в размере— от вполне нормально развитых маток до карликовых маток. Опытный пчеловод по виду всегда отнесет эту форму к матке, как бы мала она ни была. Эти „матки" отличаются миролюбием и посаженные вместе уклоняются от боя, характерного для маток. Если встретится нормальная матка и промежуточная форма, то в бою гибнет последняя.

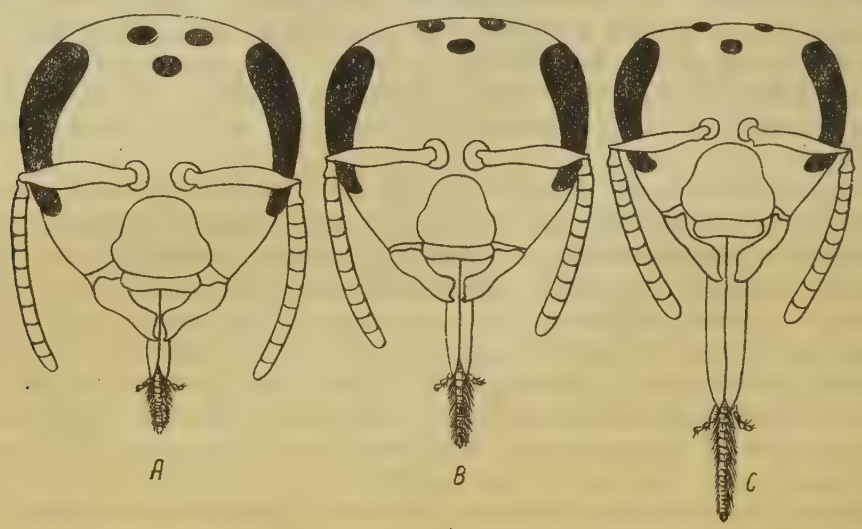


Рис. 1. Голова матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*)

Промежуточная форма типа рабочей пчелы по внешнему виду ничем не отличается от рабочих пчел. В ее поведении по отношению к другим рабочим пчелам или к нормальной матке я не мог заметить ничего, что бы отличало ее от рабочих пчел.

Голова промежуточной формы типа матки представляет в общем нечто среднее между головой матки и рабочей пчелы. Так, размер головы и сложных глаз обычно меньше, чем у матки, а простые глазки более сдвинуты на темя. Голова хотя и сохраняет округлую форму, но все же намечается изменение теменной линии. В общем все же можно сказать, что голова этой промежуточной формы стоит значительно ближе к голове матки, чем к голове рабочей пчелы (рис. 1). Голова промежуточной формы типа рабочей пчелы—типичная голова рабочей пчелы.

Тергиты нормальной матки и рабочей пчелы имеют общий план строения и отличаются почти только размером. На рис. 2 тергиты *A*, *B* и *C* принадлежат маткам и показывают амплитуду колебания в размерах. Тергит *C* свойствен карликовым нормальным мат-

кам. Тергиты промежуточной формы типа матки соответствуют тергитам маток *B* и *C*.

Тергит промежуточной формы типа рабочей пчелы ничем не отличается от тергита рабочей пчелы (рис. 2, *D*).

Стерниты мной были исследованы 3, 4 и 6[1] как наиболее характерные для рабочей пчелы и матки. У последней третий и четвертый стерниты по своему внешнему очертанию однообразны и отличаются лишь передним утонченным и свободным от волосков хитиновым участком (рис. 3, *A*). На этом месте у пчелы расположены

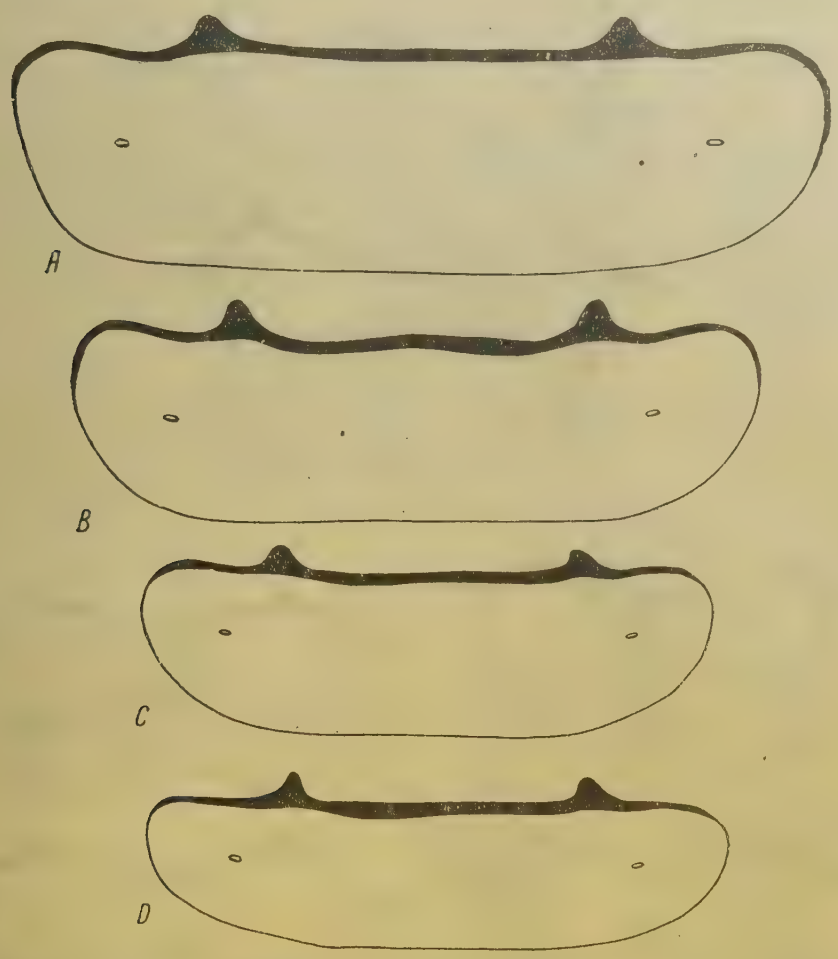


Рис. 2. Амплитуда колебания размера тергитов матки (*A*, *B* и *C*). Тергиты нормальной (*A* и *B*) и карликовой матки (*C*) и рабочей пчелы (*D*)

два прозрачных зеркальца—местонахождение восковых желез (рис. 3.*C*). У матки на переднем участке зеркальце отсутствует[2], но сохранено деление всего стернита на две части: переднюю более светлую и прозрачную и заднюю темную. Нет сомнения, что передний участок стернита матки соответствует зеркальцам рабочей пчелы.

Переходная форма типа матки имеет 3, 4, 5 и 6-й стерниты с зеркальцами, свойственными только рабочим пчелам, но зеркальца переходной формы не есть копии зеркалец рабочей пчелы. Главное

[1] Нумерация идет от 1-го брюшного кольца.
[2] Матки Apis mellifera L. лишены восковой железы.

отличие заключается в перемычке между правым и левым зеркальцем одного и того же стернита.

У рабочей пчелы на 3-м стерните самая широкая перемычка и волосики, ее покрывающие, не доходят до валика переднего края стернита; на 4-м стерните перемычка и волоски продвинуты дальше. Эта перемычка отсутствует у нормальных маток, но волоски сохраняют

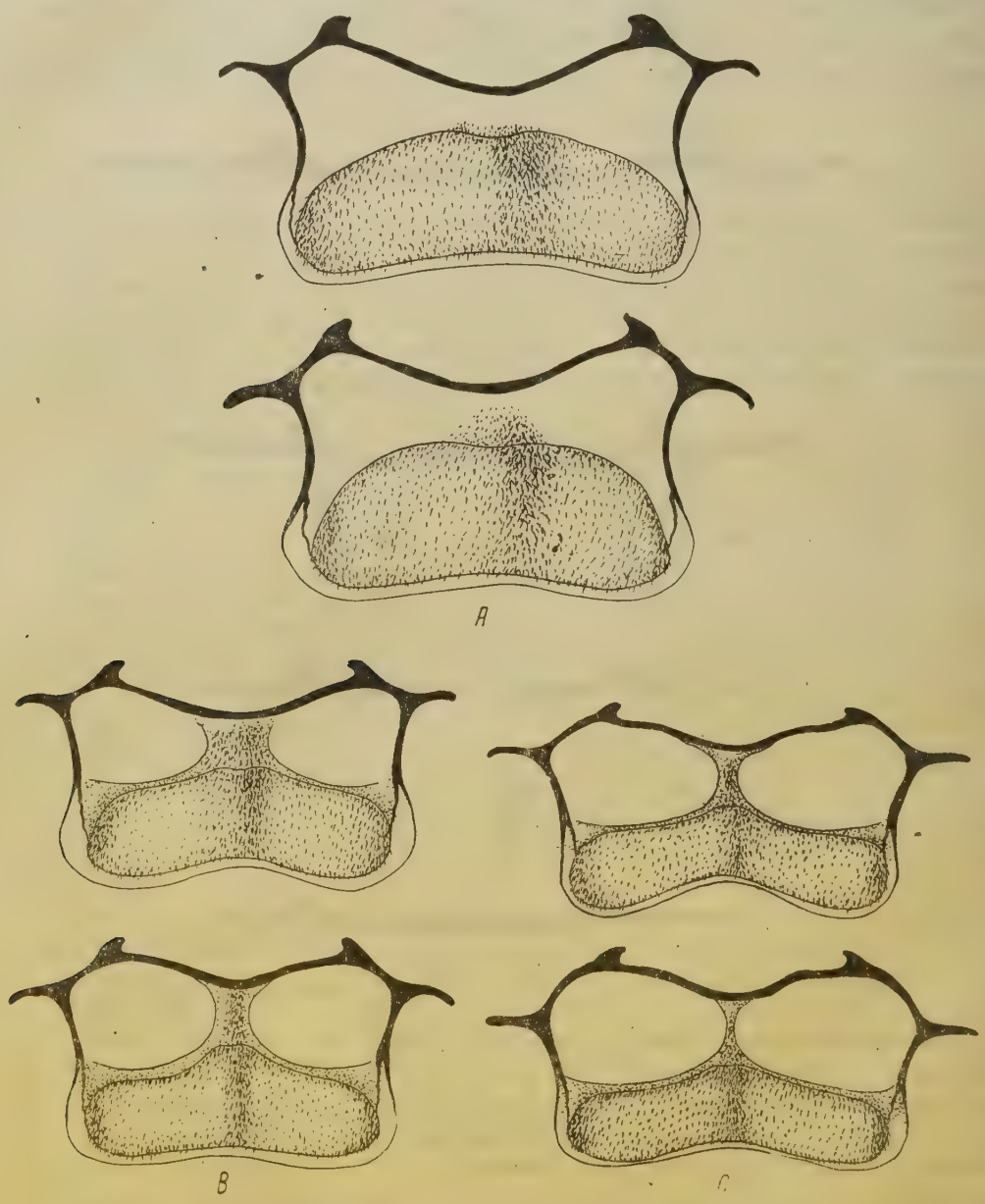


Рис. 3. Второй и третий стернит матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*)

свое расположение, т. е. чем ближе расположен стернит к концу брюшка, тем ближе подходят волоски к валику переднего края стернита (рис. 3, *C*).

У переходной формы типа матки перемычка имеется, но она значительно шире, чем у рабочей пчелы. Границы ее у валика переднего края стернита не ясны. Перемычка четвертого стернита уже по сравнению с третьим, но во много раз шире того же стернита рабочей пчелы (рис. 3, *B*).

Шестой стернит по форме резко отличается от остальных стернитов. Проф. Кожевников в своей работе (7) на стр. 40 приводит стернит, характерный для матки (он соответствует моему рис. 4, *A*). На самом деле просмотр большого числа стернитов матки и рабочей пчелы[1] показывает, что: 1) форма шестого стернита сильно варьирует (рис. 4, *A* и *B* крайнего варианта для матки и *D* и *E* для рабочей пчелы) и 2) шестой стернит матки в общем не так резко отличается от того же стернита рабочей пчелы. Лишь вогнутость переднего края темного участка и удлиненность края переднего участка создают различие стернитов матки и рабочей пчелы.

Подобно другим стернитам он не несет перемычки у матки, и сохранение волосков на его месте не всегда является обязательным (рис. 4, *A* и *B*).

Шестой тергит переходной формы типа матки (рис. 4, *C*) по всем признакам (форма зеркальца, выпуклая передняя линия темного участка хитина и узкая перемычка) ближе подходит к такому же стерниту рабочей пчелы (рис. 4, *D*), чем остальные стерниты переходной формы.

Стерниты переходной формы рабочей пчелы ничем не отличаются от стернитов рабочей пчелы.

Задняя ножка рабочей пчелы особенно резко отличается от ножки матки наличием двух признаков— корзиночки и щеточки для пыльцы.

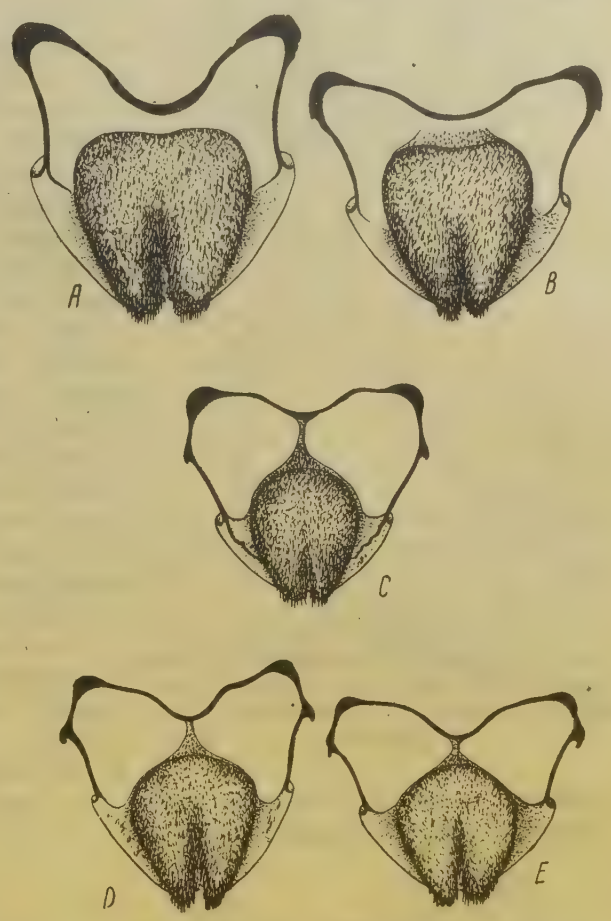


Рис. 4. Шестой стернит матки (*A* и *B*), переходной формы типа (*C*) и рабочей пчелы (*D* и *E*)

Корзиночка помещается на внешней стороне голени (tibia) в нижней ее части и имеет вид углубления, по краям которого сидят длинные загнутые внутрь корзиночки волоски (рис. 5, *C*). Корзиночка у матки отсутствует, и голень ее гладкая (рис. 5, *A*).

Щеточка в виде правильных поперечных рядов волосков, расположенных на внутренней стороне первого членика лапки (tarsus), подробно впервые была описана проф. Кожевниковым как систематический признак для рода Apis (7).

У матки на месте щеточки имеются косо и густо сидящие волоски значительно меньшего диаметра (рис. 6, *A*, где место прикрепления волосков и размер показаны точками и кружками). До сих пор считали, что щеточки у матки нет, но мной было обнаружено, что почти

[1] Всего мной было просмотрено свыше 300 стернитов для каждой формы.

все матки сохранили один задний нижний ряд щетинок, который на рис. 6 везде отмечен черными кружками.

Корзиночка у переходных форм типа матки наблюдается у всех экземпляров и всегда можно подобрать ряд, иллюстрирующий постепенное появление корзинки—от едва заметного углубления до вполне развитой корзиночки (на рис. 5, *B* дана ножка переходной формы, корзиночка которой уже ясно выражена).

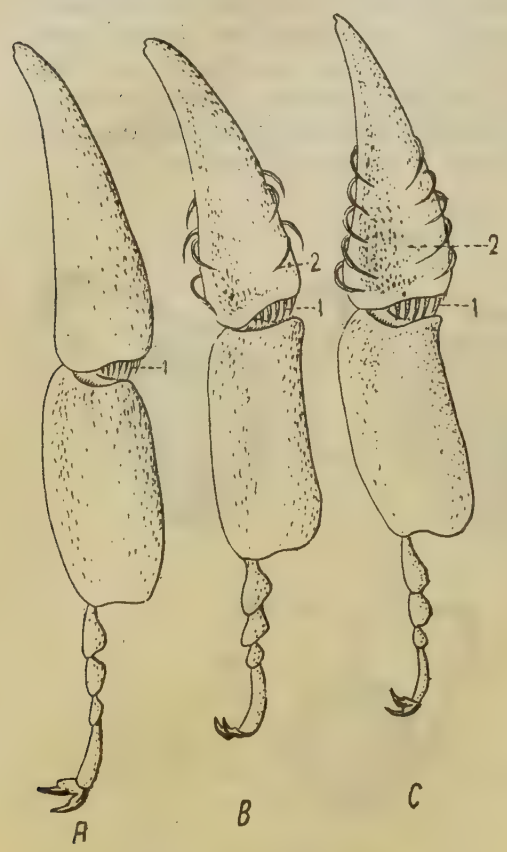


Рис. 5. Задняя ножка матки (*A*) переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*); 1—щетинки, 2 — корзиночки

Щеточка подобно корзиночке у переходных форм выражена различно у отдельных экземпляров. Здесь имеются формы с небольшим числом рядов волосков (рис. 6, *B*), но попадаются также и формы, по числу рядов волосков близко приближающиеся к рабочим пчелам (рис. 6, *C*).

Характерным для переходных форм является наличие большого числа добавочных волосков. Если у рабочих пчел добавочные волоски встречаются главным образом по бокам и вверху членика, то у переходных форм они располагаются по всему членику и этим нарушается правильность основных рядов. Колебание числа добавочных волосков находится повидимому в известной корреляции с числом рядов волосков: чем больше рядов, тем меньше число добавочных волосков и наоборот.

Что же касается щетинок в так называемых щипчиках (рис. 5) у рабочей пчелы, матки и переходной формы, то они отличаются длиной и диаметром. У пчелы они наиболее развиты, у матки меньше всего, а у переходной формы принимают промежуточный характер.

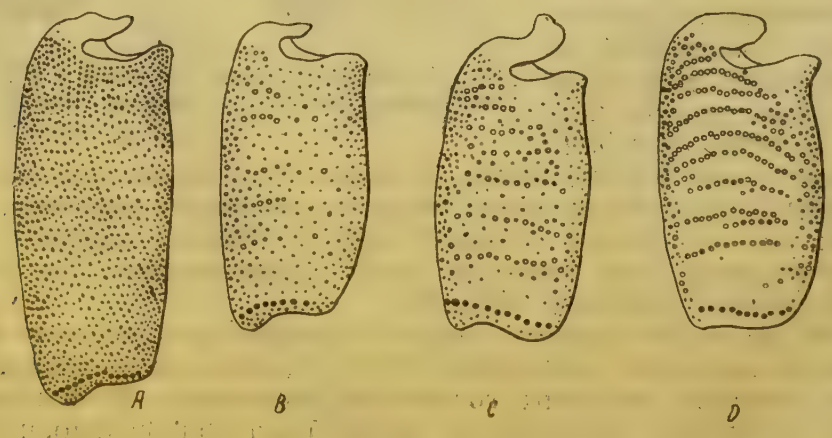


Рис. 6. Щеточка на внутренней стороне первого членика лапки на задней ножке у матки (*A*), переходной формы типа матки (*B* и *C*) и рабочей пчелы (*D*)

У переходных форм типа рабочей пчелы корзиночка, щеточка и щетинки щипчиков по своему виду и развитию свойственны таким же образованиям рабочей пчелы.

Жало. Я остановлюсь на тех деталях строения жала пчел, где диморфизм проявлен наиболее резко. У маток имеются сильно развитые и изогнутые книзу салазки, у рабочих пчел—они прямые и менее развиты (рис. 7). Число зубчиков имеется у матки 3—4, у рабочей пчелы 9—11[1] (рис. 8, *A* и *C*). Футляр жала рабочей пчелы прямой, развит слабо и покрыт небольшим числом волосков; у матки футляр развит значительно сильнее, изогнут и волосист. Наиболее существенное отличие в форме вилочки (рис. 9, *A* и *D*—рабочей пчелы).

У переходных форм типа матки жало в некоторых частях сохранило признаки матки, в других носит промежуточный характер (рис. 7): 1) салазки (*sr*) имеют слабый изгиб и не так мощно развиты, но попадаются экземпляры с типичным для матки изгибом, 2) футляр (*st*) приближается к типу рабочей пчелы, но более волосист, чем у последней, 3) число зубчиков стилетика колеблется в пределах 5—7, 4) вилочка по форме маточная, но меньшего размера (рис. 7, *B*, 8, *B* и 9, *B*).

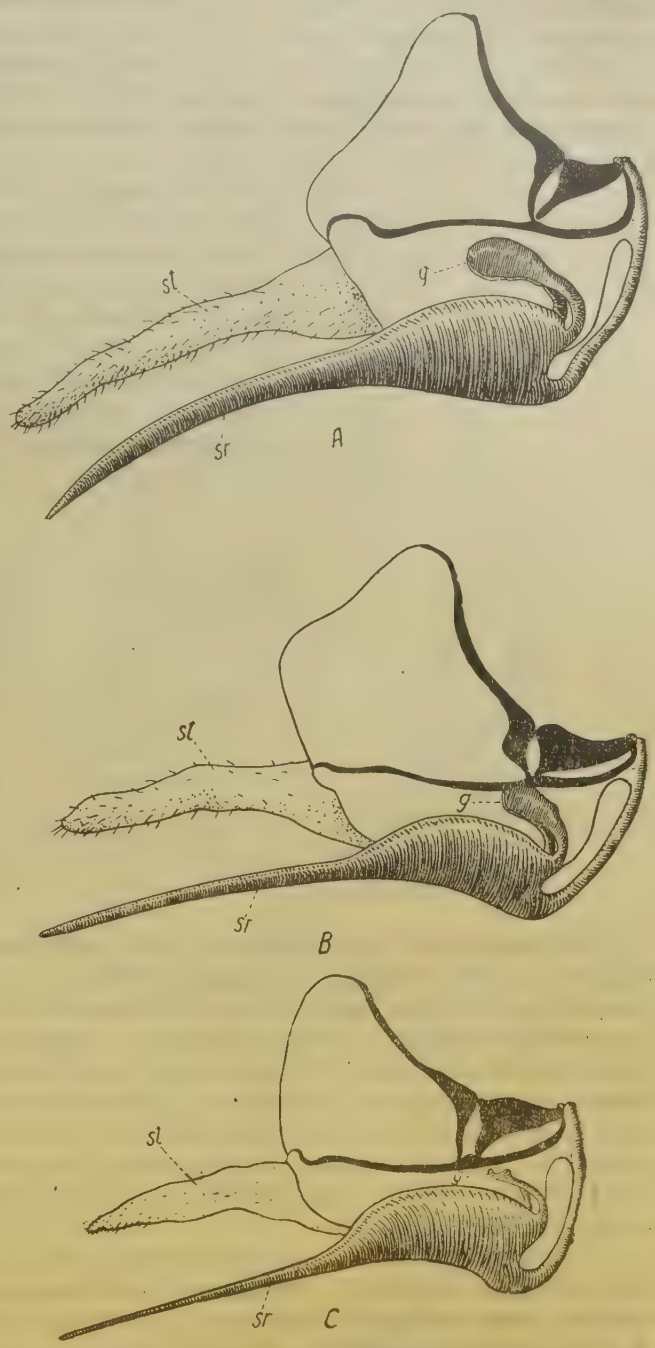


Рис. 7. Жало матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*): *st*—футляр, *sr*—салазки, *g*—вилочка.

У переходных форм типа рабочей пчелы жало сохраняет признаки, характерные для рабочей пчелы,—кроме вилочки, которая в большинстве случаев имеет форму маточной (рис. 9, *C*).

[1] По проф. Цандеру у пчелы имеется 10 зубчиков, а у матки 3; по Кожевникову—10 зубчиков у пчелы и у матки 4. Расхождение этих авторов с моими данными объясняется повидимому тем, что они свои исследования ограничивали небольшим числом экземпляров.

Стигмоносная пластинка (рудимент 11-го тергита) весьма тесно связана с жалящим аппаратом, так как в основные части жала вошли 11-й и 12-й сегменты брюшка. Особенно тесную связь обнаруживают они у матки и при препарировании пластинки обычно остаются на жале, тогда как у рабочих пчел эта связь значительно слабее.

Проф. Кожевников на стр. 41 и 42 своей работы (7) дает рисунки и описание стигмоносных пластинок у рабочей пчелы и у матки, из которых видно их резкое различие—у матки имеется особая выемка, а у пчел отросток.

По Цандеру (13), судя по его рис. 45, этой выемки у матки нет. На некоторых своих препаратах я также не мог ее обнаружить, так как обычно это место (рис. 10, *A*, *p*) затянуто очень тонкой перепонкой, которая легко рвется при препарировании. Следовательно вырезка на стигмоносной пластинке в работе Кожевникова есть результат неосторожного отчленения ее от жала.

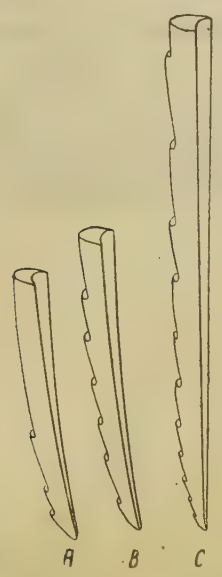


Рис. 8. Кончик стилета матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*), и рабочей пчелы (*C*)

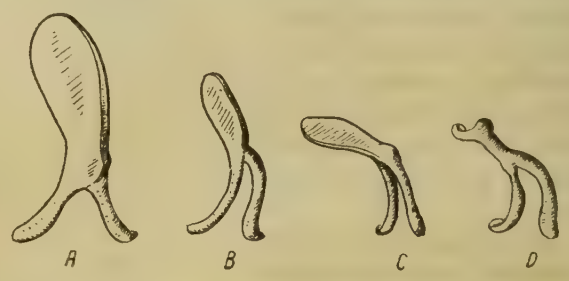


Рис. 9. Вилочки жала матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*), переходной формы типа рабочей (*C*) и рабочей пчелы (*D*)

Хитиновый валик, окаймляющий обычно пластинку с трех сторон, сильно варьирует как у матки, так и у рабочей пчелы. Я не могу подтвердить указание проф. Кожевникова, что в этом образовании имеется различие у обеих женских особей медоносной пчелы. Следовательно стигмоносная пластинка будет отличаться: 1) величиной—бо́льшая у матки, меньшая — у рабочей пчелы, 2) наличием светлого поля в пластинке матки, 3) присутствием хитинизированного гребешка, идущего по диагонали на пластинке матки, и 4) отростком на одном из углов пластинки рабочей пчелы (рис. 10, *A* и *C*).

Стигмоносная пластинка переходной формы типа матки стоит гораздо ближе по своим признакам к пластинке матки, чем к пластинке рабочей пчелы; особенно ее сближает с пластинкой матки отсутствие отростка. Из признаков пластинки матки у переходной формы наиболее типичным является ее форма, зато отсутствует светлое поле, а хитиновый гребешок не так сильно выражен (рис. 10, *B*). Стигмоносная пластинка переходной формы типа рабочей пчелы ничем не отличается от пластинки рабочей пчелы.

Верхняя челюсть. Дистальный конец мандибулы матки несет своеобразный зубец, отсутствующий у рабочей пчелы (рис. 15, *A* и *D*). У последней передний край нижней челюсти загнут почти под прямым углом к остальной части верхней челюсти. Внутренняя часть жевательной поверхности имеет ложкообразное углубление, в кото-

ром находятся два мандибулярных гребня, проходящие по диагонали через вогнутую поверхность челюсти почти параллельно друг другу. Гребни по высоте развиты неодинаково: достигая максимального развития в передней части челюсти, они постепенно сходят на-нет в задней части. У матки имеется только один слабо развитый гребень.

Челюсти переходной формы типа матки приближаются по своему habitus'у больше к челюсти матки, чем рабочей пчелы. Так, основание челюсти развито больше, чем у рабочей пчелы, но меньше, чем у матки. Особенно характерно наличие зубца, проявляющегося не в одинаковой степени (рис. 15, *B*). Встречаются экземпляры, у которых зубец едва намечен и развитие его прогрессирует до почти развитого зубца матки. Из признаков, присущих челюсти рабочей пчелы, для переходных форм следует отметить появление: 1) загнутого режущего края челюсти и 2) второго мандибулярного гребня.

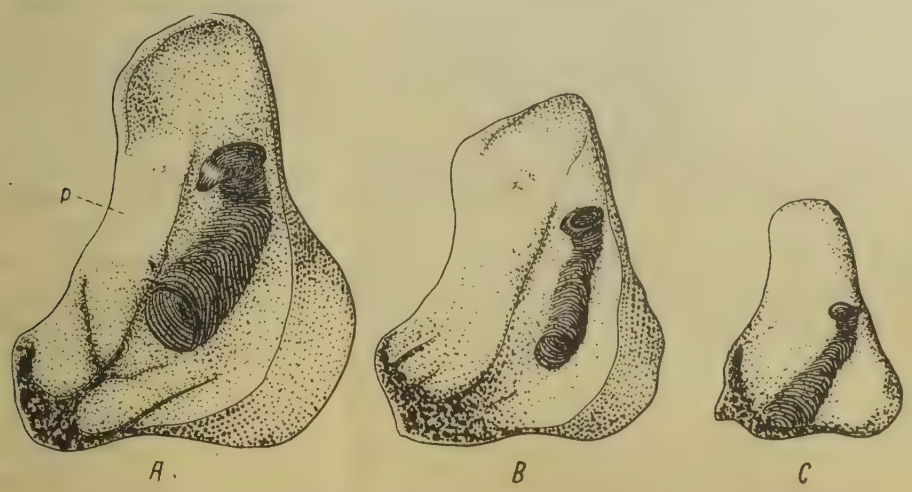


Рис. 10. Стигмоносная пластинка матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*)

Проф. Кожевников указывает, что у переходной формы „mandibulae похожи на mandibulae рабочей пчелы, но являют черты уродливого развития. Это сказывается в форме жевательной поверхности и в общей форме органа“ (8). Я лично, имея 13 экземпляров переходных форм типа матки, ни на одном из них не мог наблюдать уродливого развития челюстей. Проф. Кожевников не поясняет точно, в чем заключается уродство, а так как рисунки в его работе совсем отсутствуют, то представляется затруднительным решить, действительно ли автор наблюдал уродливо развитую челюсть или своеобразно развитая челюсть переходной формы, совмещающая признаки матки и рабочей пчелы, была им принята за уродливо развитую челюсть. Последнее является более вероятным, так как в своем заключении проф. Кожевников отмечает: „Нечего удивляться самому факту уродливых черт в строении описанных удивительных существ“.

Верхняя челюсть переходной формы типа рабочей пчелы ничем не отличается от челюсти рабочей пчелы.

Слюнные железы

У пчелы существует 4 пары слюнных желез:

1. Верхнечелюстная железа (glandula mandibularis) лежит в основании мандибул. Она имеет мешкообразную двулопастную форму (рис. 11, *A*). У матки железа развита значительно больше, чем у рабочей пчелы (рис. 10, *A*).

2. Глоточная железа (glandula pharyngealis) имеется только у рабочей пчелы и представлена двумя длинными выводными протоками, на которых сидят альвеолы (скопление железистых клеток, имеющих шаро- или грушевидную форму) (рис. 11, *B*). Железа находится в голове, и протоки ее окутывают зрительные лопасти надглоточного ганглия.

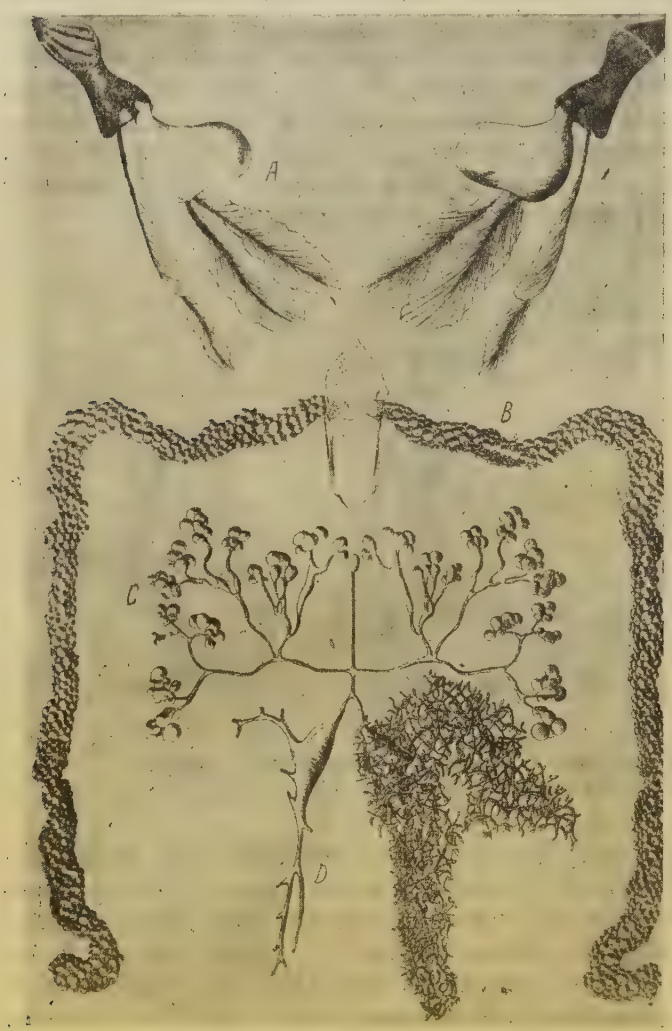


Рис. 11. Слюнные железы рабочей пчелы. Верхнечелюстная железа (*A*), глоточные железы (*B*), заднеголовная железа (*C*) и грудная железа (*D*)

3. Заднеголовная железа (glandula occipitalis) расположена в верхней части затылочной области головы. Железа сильнее всего развита у матки (рис. 11, *C* и 12, *B*). Эта железа с ее немногочисленными разветвлениями имеет общий проток с выводными протоками грудной железы.

4. Грудная железа (glandula thoracalis) у женских особей пчелиной семьи достигает почти одного уровня развития. Железа имеет трехугольной формы резервуар, от основания которого отходят обычно три протока, несущие многочисленные и сильно ветвящиеся собственно железистые части (рис. 11, *D* и 12, *C*).

Таким образом в этой системе органов диморфизм женских особей пчелиной семьи наиболее резко проявлен в глоточной и мандибулярной железах. Разница в остальных двух железах сглажена, и ее можно отнести скорее за счет абсолютно большей величины матки.

Глоточная железа

Шименц, который в 1883 г. первый провел большую морфологическую работу по слюнным железам пчелы, подтвердил наблюдения Фишера и Зибольта, что „глоточная железа у матки или полностью отсутствует или здесь можно обнаружить ее остатки — выводное отверстие с небольшим углублением“ (14). Эти данные повторяются в работах исследователей по слюнным железам пчелы: Гезельгауз (1922) (15), Беккер (10) и др. Указанные авторы сделали свои выводы на анализе весьма небольшого материала. Так, Шименц исследовал 7 маток, Беккер—9 маток и т. д. Вполне естественно возник вопрос, так ли просто обстоит дело с глоточной железой у матки, как его представили указанные авторы, имевшие в своем распоряжении

весьма ограниченный материал. Мной было просмотрено 123 матки, и результаты этой работы помещены в журнале „Опытная пасека“ (16). Я позволю себе вкратце повторить их здесь. Отверстия обоих выводных протоков железы у рабочей пчелы помещены на так называемой глоточной пластинке. Эти отверстия ведут в небольшой, но сильно хитинизированный резервуар. Задняя часть резервуара и передний конец выводного протока железы соединены тонкой и нежной коленчатой трубкой (рис. 13, *F*).

Просмотр уже нескольких десятков препаратов глоточных пластинок маток показывает, что мы имеем четыре основных типа рудиментов глоточной железы.

Первый тип — тот, у которого глоточная железа совершенно атрофирована. Общий процент маток с таким состоянием железы невелик и равен 2,4 (т. е. 3 экземпляра из 123 имеющихся налицо) (рис. 13, *A*).

Второй тип выражен тем, что на месте выводных отверстий имеется явственное сильно пигментированное хитинизированное утолщение. Процент таких глоточных пластинок равен 19,5, т. е. 24 экземпляра из того же количества (рис. 13, *B*).

Третий тип — тот, у которого от всей глоточной железы сохранились лишь выводные отверстия. Процент их равен 26,6, что дает 29 экземпляров из общего вышеуказанного количества (рис. 13, *C*).

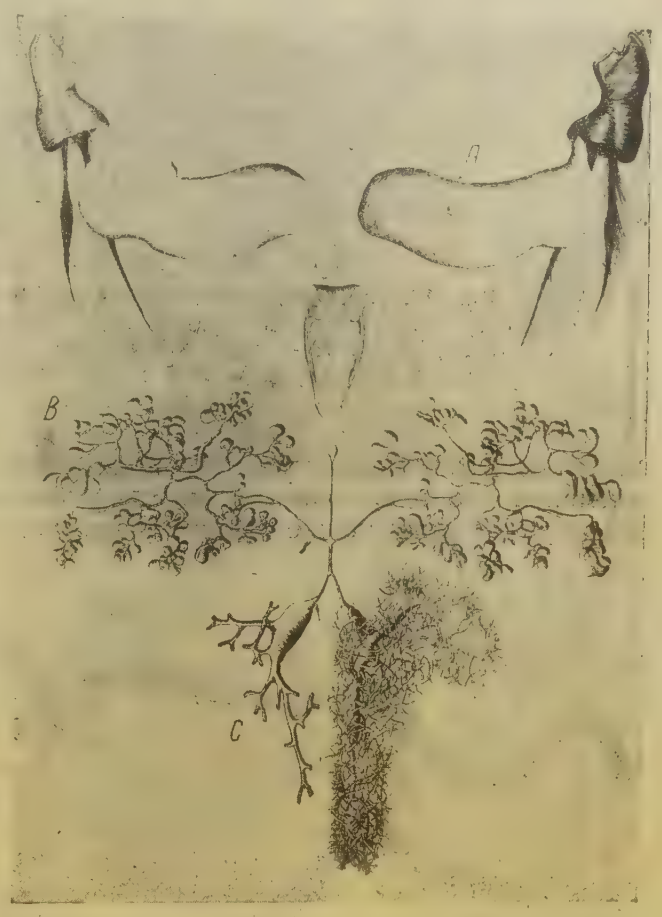


Рис. 12. Слюнные железы матки. Верхнечелюстная железа (*A*), заднеголовная железа (*B*) и грудная железа (*C*)

Четвертый тип представлен выводным отверстием и карманообразным расширением. Это наиболее частый случай. Процентное исчисление равно 30,1, что соответствует 37 экземплярам (рис. 13, *D*).

Обнаружить, как я уже говорил выше, эти четыре группы легко на 30—40 экземплярах глоточных пластинок. Но оказалось, что кроме этих типов имеется

Пятый тип,—открытый мной лишь на 107-м препарате. Эта вариация включает все элементы глоточной железы—небольшой по размеру выводной канал с железистыми частями и его сужение, резервуар и выводные отверстия. Процент глоточных пластинок с такими остатками железы равен 1,6, т. е. имелось лишь 2 экземпляра из 123 (рис. 13, *E*).

Необходимо отметить, что мы не имеем четко разграниченных групп. Переход от одной группы в другую совершается постепенно и пред-

ставлен целой серией переходов, т. е., другими словами, когда у нас имеется третий тип, у которого от глоточной железы осталось одно лишь выводное отверстие, например вправо, а влево разместился ряд переходов, так что выводное отверстие в одну сторону дает целую серию постепенного сужения, доходящего до еле заметного

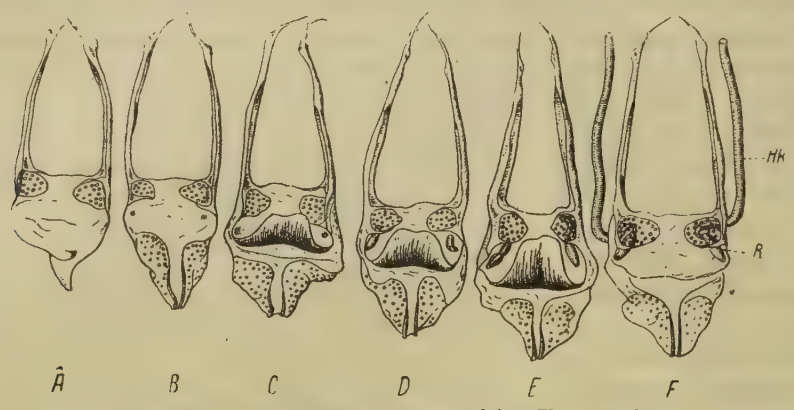


Рис. 13. Глоточная пластинка матки (*A—E*) и рабочей пчелы (*F*). Изменчивость рудиментов глоточной железы матки (*A,B,C,D,E*). *R* — карманообразное расчленение выводного протока (резервуар Wolf'a) и *Hk* — выводной проток глоточной железы

отверстия, затем зарастающего и переходящего в утолщение, сильно пигментированное, которое в свою очередь постепенно исчезает; в другую сторону та же серия показывает появление небольшого кар-

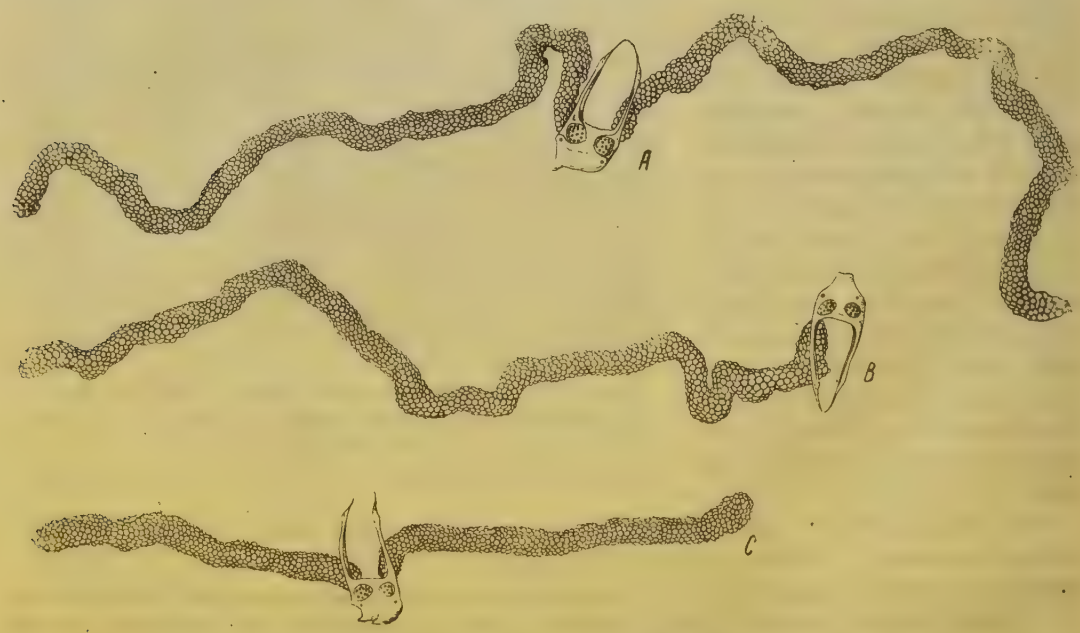


Рис. 14. Глоточная железа переходной формы типа рабочей пчелы (*A*), рабочей пчелы (*B*—нарисована только одна ветвь) и переходной формы типа матки (*C*)

манообразного расширения, его увеличение до размеров резервуара, а затем появление коленчатой трубки с выводным каналом. В большинстве случаев глоточные пластинки (77,2%) несут симметричные рудименты железы.

Весь проработанный мной материал — не экспериментальный, а был собран или лично мной или прислан пчеловодами, т. е. все матки

были выведены в нормальных семьях и относились к группе свищевых маток (матки, выращенные из личинок рабочей пчелы).

Таким образом при „естественных“ условиях появляются матки, у которых элементы глоточной железы представлены полностью и отличаются от пчелиных лишь величиной.

Глоточная железа у рабочей пчелы, вернее ее проток, обладает большой амплитудой изменчивости. Так, по Заудеку (17) длина каждого протока достигает 8—12—22 мм.

Глоточная железа переходной формы типа матки обычно представлена полностью, отличаясь лишь от железы рабочей пчелы длиной протока, который может достигать у переходной формы до 3 мм (рис. 14, *C*).

Глоточная железа переходной формы типа рабочей пчелы также отличается от железы рабочей пчелы длиной выводного протока (рис. 14, *A*), изменчивость длины каждого ее протока колеблется в пределах 4,5—12 мм.

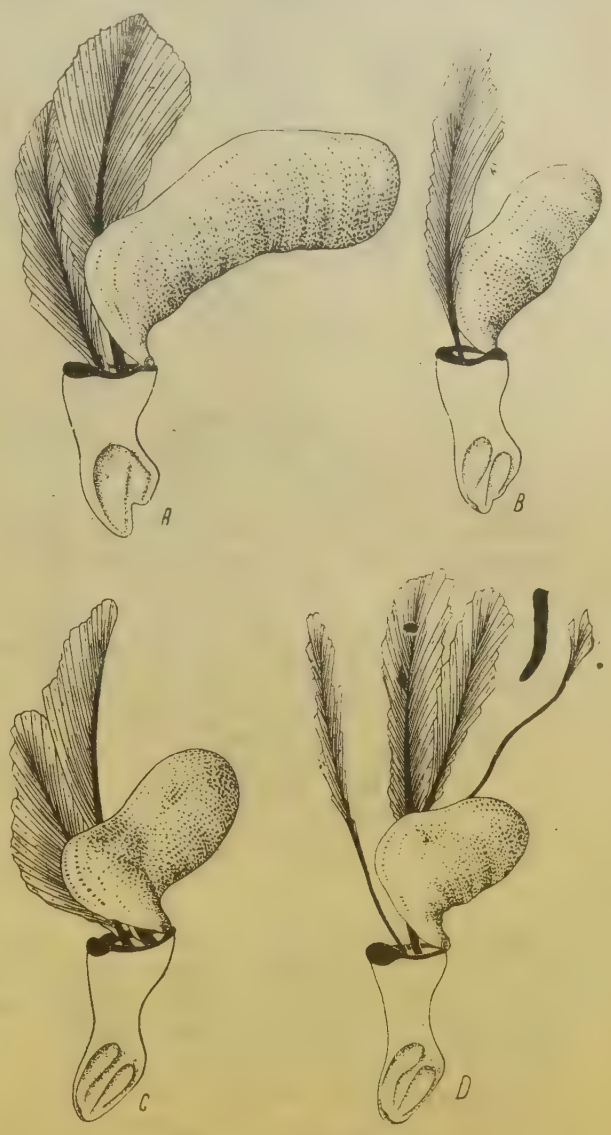


Рис. 15. Верхнечелюстная железа матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*), переходной формы типа рабочей пчелы (*C*) и рабочей пчелы (*D*)

Верхнечелюстная железа

Верхнечелюстная железа у рабочей пчелы имеет мешкообразную двулопастную форму с несколько более развитой внутренней лопастью (рис. 15, *D*). Эта железа у матки превышает своим размером одноименную железу рабочей пчелы примерно в 2—2,5 раза, причем такое чрезмерное развитие достигается не пропорциональным увеличением всей железы, а лишь увеличением внутренней лопасти (рис. 15, *A*), тогда как внешняя размером не превышает ту же лопасть рабочей пчелы.

Верхнечелюстная железа у переходных форм типа матки и рабочей пчелы по своему развитию занимает среднее положение между верхнечелюстной железой матки и рабочей пчелы. Наиболее изменчив размер железы у переходной формы типа матки, и ее развитие тесно связано с формой верхней челюсти. Чем больше последняя по своему habitus'у и в особенности по развитию зубца подходит к челюсти нормальной матки, тем сильнее развита внутренняя лопасть железы. На рис. 15, *B* изображена наименее развитая

железа переходной формы типа матки из всех экземпляров, которые у меня имелись.

Рис. 16. Заднеголовная железа матки (*A*), переходной формы типа матки (*B*) и рабочей пчелы (*C*)

Верхнечелюстная железа переходной формы типа рабочей пчелы обладает значительно меньшей амплитудой колебания. Наиболее мощно развитая железа, которую мне пришлось наблюдать, изображена на рис. 15, *C*.

Заднеголовная железа принадлежит к типу многоклеточных гроздевидных желез. Эта железа матки отличается от железы рабочей более многочисленными железистыми мешочками и бо́льшим их размером (рис. 16, *A* и *C*). У всех переходных форм типа матки заднеголовная железа развита гораздо сильнее, чем у рабочих пчел, но по числу и по объему железистых мешочков сильно варьирует. На рис. 16 *B*, изображена заднеголовная железа, наименее развитая из всех желез переходной формы, мной исследованных.

Верхнеголовная железа переходной формы типа рабочей пчелы ничем не отличается от железы рабочей пчелы.

Грудная железа рабочей пчелы состоит из многочисленных ветвящихся железистых трубок, сливающихся в два основных протока и впадающих в резервуар трехугольной формы. По числу железистых трубок и по объему железа матки почти ничем не отличается от железы рабочей пчелы. Имеется лишь небольшое различие в форме резервуара, но индивидуальная изменчивость последнего сильно сглаживает границы между маткой и рабочей пчелой в этом отношении. Так, обычно резервуар грудной железы рабочей пчелы имеет

трехугольную форму (рис. 17, *A*); нередко попадаются продолговатые резервуары (рис. 17, *C*). Резервуар грудной железы матки еще более изменчив. Здесь можно найти экземпляры, у которых резервуар похож на типичный резервуар рабочей пчелы (рис. 17, *E*) или он продолговатой формы (рис. 17, *D*), или наконец бывает форма, как бы занимающая промежуточную степень между двумя первыми.

Грудная железа переходных форм типа матки и рабочей пчелы несет ту же амплитуду колебания в форме, какая свойственна нормальной матке и рабочей пчеле. В этом находит отражение отсутствие резкой границы между грудной железой нормальной матки и железой рабочей пчелы.

Яичник. В своей работе я остановлюсь пока только на двух пунктах: на вопросе о числе яйцевых трубок и размере семяприемника как наиболее резко выраженных у матки и у рабочей пчелы.

Вполне развитый и нормально функционирующий яичник имеется только у матки. Яичники у матки парные, и согласно некоторым последним авторам (Кожевников, Лошель и Цандер) число яйцевых

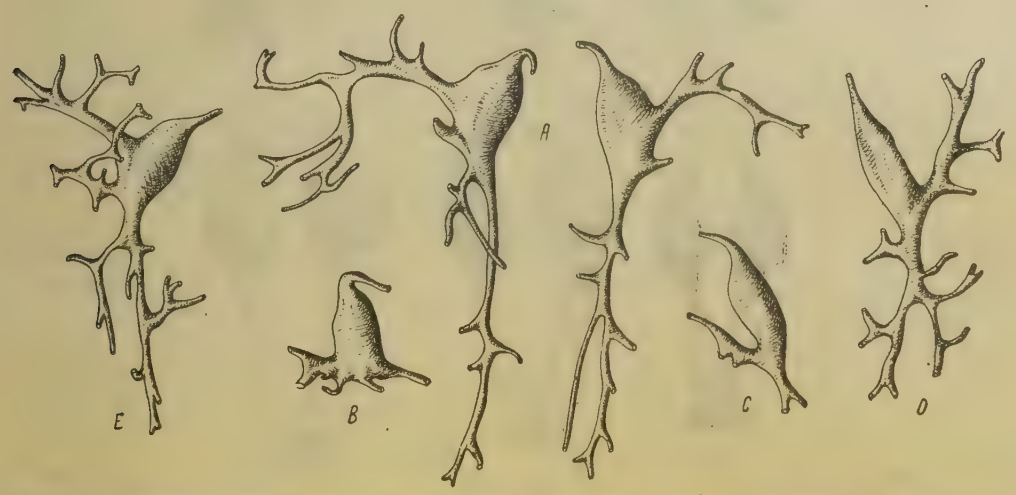


Рис. 17. Изменчивость формы резервуара грудной железы рабочей пчелы (*A*, *B* и *C*) и матки (*D* и *E*)

трубок в них колеблется в пределах 320—360 штук. Мои исследования над роевыми матками с бывшей Тульской опытной станции дали в среднем 324,5 ± 1,47 яйцевых трубок, колебания которых лежат в пределах 269 — 380. Диаметр семяприемника для этих маток колеблется от 1,05 до 1,29 мм. На рис. 18, *A* даны изображения двух крайних и средних вариантов изменчивости половых органов нормальных маток[1].

Яичники рабочей пчелы несут те же отделы, что и яичники матки, но все они сильно недоразвиты. Число яйцевых трубок обоих яичников достигает в среднем 9,94 ± 0,11, колеблясь в пределах от 2 до 24 трубок[2]. Диаметр семяприемника рабочих пчел достигает 0,07 — 0,8 мм.

Рис. 18, *D* дает представление об изменчивости половых органов рабочей пчелы и составлен подобно первому рисунку. У пчелы

---

[1] Зарисовка происходила с органов, доведенных до ксилола. Всего было зарисовано и измерено 100 маток.

[2] Из биометрической обработки были выкинуты 2 экз. пчел с числом трубок 31 и 38. Всего было взято 395 пчел от 4 семей. Обработку материала производил В. В. Алпатов.

нормальной семьи яичник находится в недеятельном состоянии, функцию свою он не потерял, и пчелы в известные моменты своей жизни могут откладывать яйца, чего я коснусь позднее.

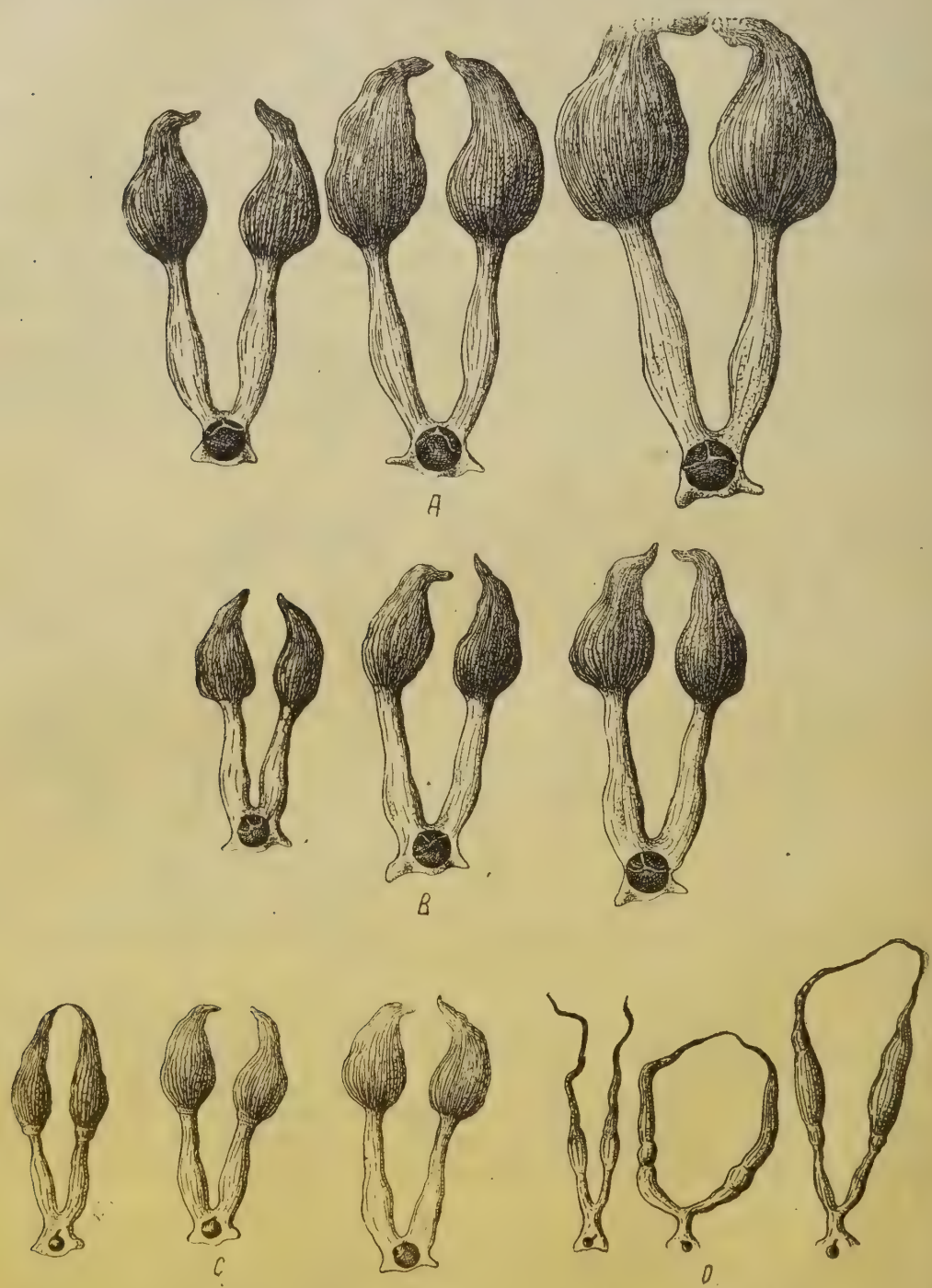


Рис. 18. Изменчивость размера яичника у матки (*A*), переходной формы типа матхи (*B*), переходной формы типа рабочей пчелы (*C*) и рабочей пчелы (*D*)

Половые органы переходной формы типа матки по своему развитию стоят ближе к половым органам матки, чем рабочей пчелы (рис. 18, *B*). Число яйцевых трубок обоих яичников у исследованных мной экземпляров дает следующий ряд—87—93—114—119—124—130—112—146—167—185—201—209—213. Диаметр семяприемника колеблется в пределах 0,9—1,21 мм.

Половые органы переходной формы типа рабочей пчелы лишь у крайних левых вариантов по своему развитию приближаются к половым органам рабочих пчел, так как остальные варианты стоят ближе к переходной форме типа матки (рис. 18, *С*). Число яйцевых трубок обоих яичников этой переходной формы дает такой ряд: 41—51—57—62—80—85—121—156—174—180—186—192—214—259—264—300—323. Диаметр семяприемника имеет амплитуду колебания в пределах 0,09—1,05 мм.

Табл. 1 дает сводку результатов моих исследований над некоторыми наиболее типичными признаками нормальной матки, рабочей пчелы и переходных форм типа матки и рабочей пчелы.

Таблица 1

Признак	Матка	Переходная форма типа матки	Переходная форма типа рабочей пчелы	Рабочая пчела
Общий вид	Больше рабочей пчелы, отличается по habitus'у от рабочей пчелы	Habitus матки, но имеет некоторые внешние мало заметные признаки рабочей пчелы	Habitus рабочей пчелы	Меньше матки, по habitus'у отличается от матки
Отношение друг к другу	Враждебное. Встреча двух маток обычно кончается смертью одной из них. Мирное сожительство двух и более маток в одной семье очень редкое исключение	Боя при встрече не наблюдается		Миролюбивое отношение только к членам своей семьи
Голова: Теменная линия	Выпуклая	Менее выпуклая	Слегка выпуклая	
Голова: Простые глазки	Сдвинуты на лоб	Сдвинуты к темени	Сильно сдвинуты к темени	
Голова: Размер глаза	Большие	Поменьше	Меньше	
Голова: Основной членик усика	Изогнутый	Слабо изогнут	Прямой	
Тергиты	По размеру самые большие	По размеру занимают промежуточную ступень между маткой и рабочей пчелой	По размерам меньше, чем у матки	
Стерниты	Восковые зеркальца отсутствуют, подразделение на две части (передняя светлая и тонкая, задняя темная и толстая) стернитов сохранено. Имеются рудименты перемычек восковых зеркалец	Восковые зеркальца имеются. Перемычка восковых зеркалец на 3-м и 4-м стернитах очень широкая	Четыре последних стернита несут восковые зеркальца. Перемычка восковых зеркалец узкая	

Признак	Матка	Переходная форма типа матки	Переходная форма типа рабочей пчелы	Рабочая пчела
Задняя ножка: Голень	Корзиночка отсутствует	Корзиночка есть, но сильно варьирует по общему развитию	Корзиночка есть	
Задняя ножка: 1-й членик лапки	От щеточки остался один нижний ряд волосков	Щеточка есть, но по числу рядов и щетинок сильно варьирует	Щеточка есть	
Жало: Общий вид	Большое, сильное	По развитию занимает промежуточную ступень между маткой и рабочей пчелой	Меньше и слабое	
Жало: Салазки	Изогнуты	Слабо изогнуты	Прямые	
Жало: Футляр	Сильно развит, волосистый	Развит и покрыт волосками	Слабо развит и покрыт небольшим числом волосков	
Жало: Число зубчиков	3—4	5—7	9—11	
Жало: Вилочка	Всем свойственна вилочка матки			Форма иная, чем у матки
Стигмоносная пластинка	Большого размера со светлым и темным участком на пластинке, отростка не имеет	Форма, свойственная пластинке матки, но меньшего размера	Меньшего размера, отросток имеется	
Верхняя челюсть	Мощно развито основание, зубец имеется. Два мандибулярных гребня	Развита слабее. Размер зубца сильно варьирует, три мандибулярных гребня	Развита слабее. Зубец отсутствует. Три мандибулярных гребня	
Слюнные железы: Глоточная железа	Имеются рудименты железы	Все элементы железы имеются. Железистая часть и проток развиты слабо (его длина достигает 3 мм)	Развита. Длина протока колеблется в пределах 4,5—12 мм	Развита. Сильно изменчива по длине протока (8—22 мм по Заудеку)
Слюнные железы: Верхнечелюстная железа	Развита сильно и по объему в 2—2,5 раза превышает железу рабочей пчелы	По размеру сильно варьирует; крайний вариант имеет железу больше, чем рабочая пчела	По объему больше рабочей пчелы	Развита слабее, чем у матки
Слюнные железы: Заднеголовная железа	Сильно развитая, имеет многочисленные железистые мешочки	По развитию занимает промежуточную ступень между маткой и рабочей пчелой	Развита слабее	
Слюнные железы: Грудная железа	Резких границ нет			
Число яйцевых трубок	269—380	87—213	41—323	2—24
Диаметр семяприемников в мм	1,05—1,29	0,9—1,21	0,09—1,05	0,07—0,8

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Наличие двух типов промежуточной формы пчелы Apis mellifera L. соответствует диморфизму женских особей пчелиной семьи.

2. Признаки промежуточных форм можно разбить на три группы:

Первая — признак имеет промежуточный характер между признаком матки и рабочей пчелы; к этой группе относится большая часть всех диморфных признаков.

Вторая — признак выявлен почти полностью и характерен только для одной из женских особей (восковая железа, вилочка, жало, стигмоносная пластинка и т. д.).

Третья — признаки, которые и у матки и у рабочей пчелы не имеют резких границ и разница которых у нормальных особей тесно связана с величиной тела (грудная железа).

3. Сложный орган промежуточной формы пчелы может нести одни части по виду промежуточные, а другие, свойственные только одной из женских особей (жало).

ЛИТЕРАТУРА

1. Alten H., Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns, Zeitsch. Natur., 46, 1910.—2. Armbruster L., Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen, Zool. Jahrb. abth. Syst., 40, 1916.—3. Buttel-Keepen, Die Stammgeshichtliche Entstehung des Bienenstaates sow. Beiträge, Lebensweise der solitären und sozialen Bienen, 1903.—4. Jhering H., Phylogenie der Honigbienen, Zool., Anz., 38, 1911,—5. Малышев С., Эволюция инстинктов пчел, Пчеловодное дело, № 1, 1926.—6. Demoll B., Die Königin von Apis mellifica ein Atavismus, Biol. Zentralblatt., 28, 1908.—7. Кожевников Г., Материалы по естественной истории пчелы (Apis mellifera L.), Извест. об-ва любителей естествозн., антроп. и этнограф., т. XCIX, Труды зоологич. отд., т. XIV, 1900—1905.—8. Кожевников Г., Переходные формы между маткой и рабочей пчелой, Биологические известия, т. I, 1922.—9. Кожевников Г., Изменчивость пчелиных маток в связи с вопросами племенного пчеловодства, Пчеловодное дело, № 1—2, 1925.—10. Zander E. und Becker F., Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene II. Erlanger Jahrb. für Bienenkunde, 3, H. 2, 1925.—11. Zander E., Löschel F. und Meier K., Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene IX, Zeitschr. für angew. Entomologie, 3, H. I, 1913.—12. Кожевников Г., Небывалое видоизменение рабочей пчелы, Пчеловодное дело, 1, 1921.— 13. Цандер, Строение пчелы, т. III, 1927.—14. Schiemenz P., Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über die Keichorgan, Zeitschr. für wissensch. Zool., 38, H. 1, 1883.—15. Heselhaus F., Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen, Zool. Jahrb. Abt. für Anot. u. Ont., 43, H. 3. 1923.—16. Комаров П., О строении и функции так называемых слюнных желез пчелы (Apis mellifera L.), Опытная пасека, № 10.—17. Soudek S., Hetonove zlazy vcely medonosne (Apis mellifera L.) (The pharyngeal Glands of the Honeybee). Sbornik vysoke skoly zemedelske v Brne. CSK, 1927.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DES POLYMORPHISMUS DER SOZIALEN INSEKTEN. 1. MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN DER ÜBERGANGSFORMEN DER HONIGBIENE (APIS MELLIFERA L.)

von P. M. Komarov

(Laboratorium der Ökologie, Zoologisches Institut der Moskauer Universität)

1. Das vorhandensein von zwei Typen Übergangsformen bei der Honigbiene (A. mellifera L.) entspricht dem Polymorphismus des weiblichen Geschlechtes der Biene.

2. Alle Merkmale der Übergangsformen können auf drei Gruppen verteilt werden. Die erste Gruppe hat einen ausgesprochenen intermediären Charakter zwischen den Merkmalen der Königin und der Arbeiterbiene.

Hierher gehört der grösste Teil aller dimorphen Merkmale. Die zweite Gruppe stellen Merkmale dar, die beinahe vollkommen typisch Königinnen oder Arbeiterbiene charakterisieren (Wachsdrüsen, Gabelbein, einige Drüsen der Verdauungsröhre, Stigmenplatten usw.). Die dritte Gruppe enthält Merkmale, die keine schroffen morphologischen Unterschiede bei der Königin und Arbeiterbiene zeigen und deren Unterschied bei normalen Individuen nur mit der Körpergrösse zusammenhängt (Brustdrüse).

3. Bei den Übergangsformen können einzelne Teile eines komplizierten Organs einen intermediären Charakter zeigen, während andere Teile der Arbeiter- oder Königinform des weiblichen Geschlechtes angehören können.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 ВЫП. 1

ЭКОЛОГИЯ ФАУНЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ПРЕДУРАЛЬЯ И ЗАУРАЛЬЯ НА ИХ ЮЖНОЙ РАЗГРАНИЧИТЕЛЬНОЙ ЛИНИИ

С. В. Кириков

(Институт пушного звероводства)

I. КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ, КАСАВШИХСЯ ФАУНЫ ЮЖНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ УРАЛА И БЛИЗКИХ К НЕЙ МЕСТНОСТЕЙ

Одной из наиболее старых работ о фауне Оренбургского края и Башкирии можно считать „Топографию Оренбургскую“ П. Рычкова (1762), в которой птицам и зверям отведены две главы—„О скотах и зверях“ и „О птицах знатных“. Непосредственно наш участок он не упоминает, но о зверях Башкирии дает много очень интересных сведений. Бобр в его время водился во многих реках Башкирии, изредка попадались кабаны и россомахи (последние особенно в Гайнинской волости), чаще их встречались рыси. Лосей внутри Башкирии было мало.

В степях, преимущественно за Яиком, водились олени, которых Рычков называет маралами [Громова (1932) считает, что Рычков описывал благородного оленя], куланы и тарпаны, множество сайгаков и корсаков (последних ежегодно привозили на ярмарку в Оренбург и Троицк от 40 до 50 тысяч).

„Топография Оренбургская“ была по достоинству оценена Палласом, считавшим, что эту книгу необходимо перевести на все европейские языки (в Германии в XVIII столетии она была переведена и издана дважды).

Считая, что Оренбургский край достаточно подробно и точно описан Рычковым, Паллас лишь в небольшой мере затронул его своими маршрутами.

Ближе всего к нашему участку проходил его маршрут (июль, 1769) из Оренбурга в Орск и обратно по яицкой линии. Интересно, что для Губерлинских гор Паллас отмечает зимние налеты белой совы и белой куропатки, редкость которой на западном склоне обратила его внимание: „zwischen den obwohl von Waldung fast gänzlich entblösten Felsenbergen, welche man hier zu beiden Seiten des Jaiks sieht, nisten die Goldadler (Berkut) in Menge; auch wird die weisse Eule (Strix nyctaea) hier nicht selten, im Winter aber auch das Schneehuhn bemerkt, welches man an der westlichen Seite des Urals wenig sieht“.

Путь Лепехина прошел как по западу, так и по северу нашего участка: Мраково (Красная Мечеть)—Вознесенский завод (теперь Иргизла)—Каноникольский завод—озеро Толкас-Куль. У него мы узнаем

о состоянии лесов по пути из Вознесенского в Каноникольский завод, о гнездах соколов в бельских скалах: „А великий крик подымали для того, чтобы узнать ту печурку, где сокол гнездо свое имеет“.

После этих больших экспедиций наступает долгий перерыв в изучении фауны Южного Урала вплоть до Эверсманна, оставившего известную „Естественную историю Оренбургского края“. К сожалению о фауне непосредственно интересующего нас участка мы находим у него немного сведений.

Отметим указания о находке свежих рогов благородного оленя в вершине Сакмары, распространении бурундука между Б. Иком и Сакмарой, о редком заходе кабана в леса между этими реками, о крайне редком нахождении крота на Южном Урале. Бобра Эверсманн уже не упоминает совсем. Почти одновременно с 2-й частью „Естественной истории Оренбургского края“ появилось „Reise nach Buchara und Samarkand“ Лемана со списком встреченных им зверей и птиц, составленным Брандтом по черновой рукописи Лемана. В этом списке упоминаются Diplomesodon pulchellus из степей Южного Зауралья, Talpa europaea, бурундук, добытый в Ильменских горах; сони (Glis glis) („im Orenburgschen“) и Dyromys nitedula Pall. и найденная у Оренбурга и на Илеке белая куропатка.

Некоторые сведения о зверях Башкирии находятся в статье Северцева („Звери Приуральского края“, 1861) и о перелете птиц в Зауралье в его же статье „Etudes sur le passage des oiseaux dans l'Asie Centrale“, 1880.

Прекрасным знатоком Среднего и северной части Южного Урала Сабанеевым было дано несколько работ по изучению фауны этих местностей.

Упомянем его „Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала“ (1871), „Звериный промысел в Уральских горах“ (1872), „Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губ.“ (1874). Косуля и козлиный промысел в Уральских горах“ (1875). Но все эти работы южной оконечности Урала почти не касаются.

Кое-какие сведения о фауне Башкирии есть у Карелина (1875) (так например он утверждает, что в башкирских лесах водятся дикие коты).

В 1888 г. появилась работа Зарудного „Орнитологическая фауна Оренбургского края“, к которой после им было дано несколько дополнений, из них наиболее полное в 1897 г. В том же году были напечатаны его „Заметки о млекопитающих Оренбургского края“. Нужно заметить, что в лесной части Оренбургской губ. Зарудный был очень мало. Он сам пишет, что по лесному краю им была сделана всего лишь одна поездка, да и та без сбора материала.

Гораздо лучше знал южную лесную Башкирию Назаров, давший в своей работе (1887) очень полный список птиц с распределением их по „зонам жизни“—лесной, островных лесов, ковыльной и полынной степи, пустыни.

Наш участок, судя по приложенной к этой работе карте, захватывает его лесную зону и небольшую часть зоны островных лесов и ковыльной степи.

В 1895 г., за два года до появления последних „Дополнений“ Зарудного, появилась работа Рузского, посетившего в 1894 г. Оренбургскую губ.

Маршрут, наиболее близко проходивший от нашего участка—Губерлинские горы—Орск—Таналык—Верхне-Уральск.

В 1891 г. Сушкин совершил поездку в Уфимскую губ., и в 1897 г. появились „Птицы Уфимской губ.“ с дополнением в 1901 г.

Все маршруты его проходили довольно далеко от нашего участка. самым близким был Стерлитамак—Кулгунино.

В Вознесенском бору (на западе нашего участка) интересные находки были сделаны лесничим Симоном, к сожалению не обработавшим своих сборов и оставившим только работы географического и лесоводного характера. Им были найдены Eliomys quercinus, Sorex macropygmaeus, послужившая С. И. Огневу типом для описания S. m. pleskei.

В 1913 г. появилась работа Райского „К орнитофауне Оренбургского края“, касавшаяся главным образом охотничьих и промысловых птиц. Им были посещены Оренбургский и Орский уезды, и некоторое время (2 месяца) он жил в Преображенском заводе (теперь Зилаир), расположенном почти в центре нашего участка.

В годы войны в Каргалу (Сеитовский посад) был сослан Гроте (Grote), опубликовавший в 1919 и 1920 гг. свои наблюдения над птицами окрестностей Каргалы под названием „Beobachtungen aus dem südlichen Uralgebiet“.

В последние годы появилось несколько работ, касающихся близких от нашего участка местностей. В окрестностях Орска и хут. Саверовского и Аще-бутака в течение $1^1/_2$ летних мясяцев был Кузнецов, опубликовавший (1928) результаты своих наблюдений и сборов в статье „Млекопитающие степной полосы Южного Урала“. В этом же году вышла работа Дукельской „Опыт обзора фауны млекопитающих Ильменского заповедника“.

По грызунам Южного Зауралья в 1929 г. вышли работы Серебренникова и по птицам Ильменского заповедника—Снигиревского. Им же были опубликованы предварительные отчеты о работе зоологического отряда Башкирской экспедиции в 1928 и 1929 гг., а в 1931 г. в „Journal für Ornithologie“ появилась его статья „Zur Verbreitung der Vögel im südliechen Uralgebiet“.

В этом же году вышел „Определитель грызунов Уральской области“ Аргиропуло, в котором имеются некоторые указания и относительно грызунов Южной Башкирии.

Работы зоологического отряда Башкирской экспедиции проходили по соседству с нашим участком—в бывш. Стерлитамакском и Тамьян-Катайском кантонах.

Наконец в 1931 г. в Узянском заповеднике работали Геркер и там же летом и осенью 1931 и 1932 гг. С. А. Северцов; летом 1932 г. в восточной части нашего района работал специалист Башкирского ВИЗР Белышев.

Сборы и наблюдения, на которых основывается эта статья, были начаты в 1926 г. (15.IX—15.XII) и продолжены в 1929 г. (20.I—15.IX), 1931 г. (6.VII—20.VIII), в 1932 г. (1.IV—10.VI) и в 1934 г. (с 13.VIII по 4.X).

Границы обследованного участка:

С запада—р. Б. Ик от устья до впадения М. Ика, М. Ик от устья до хут. Сюреня и отсюда до прямой на р. Белую в месте впадения в нее р. Буйляу.

С севера—р. Белая от устья р. Буйляу до устья р. Каны, р. Кана до устья р. Куркатау; р. Куркатау до устья р. Урал-Луки, р. Урал-Лука от устья до истока; отсюда граница переходит через Сакмару на устья р. Сапсал и идет по Сапсалу до истока.

С востока—хребет Ирендык от Тубинского рудника до Баймака, от Баймака по р. Таналыку и р. Турату до дер. Каиповой и отсюда по р. Губерле до р. Урала.

С юга—р. Урал от впадения р. Губерли до станицы Ильинской; отсюда граница подымается к северу до р. Кураганки, а по ней до р. Сакмары и по Сакмаре до впадения Большого Ика.

II. ОРОГРАФИЯ

Кратко касаясь орографии описываемого участка, отметим, что на восточной границе его мощной серой глыбой поднимается хребет Ирендык, обследованный лишь в его средней части, от Тубинского рудника до Баймака. Ирендык, закрашенный на старой десятиверстке зеленым, уже обезлесен. „Заводы рубил урман", говорили башкиры. На месте вырубленного леса, занимавшего верхнюю часть хребта, стоят старые пни лиственниц да мелкие березнички. Лишь по восточному склону хребта, в котловинах между скал, откуда лес нельзя вывезти, сохранились старые березовые рощи. Нижние части склона заняты степной растительностью.

К западу от Ирендыка, отделяясь от него увалистой степью, расположена обширная возвышенная почти равнина (пенеплен), которой заканчивается собственно Уральская возвышенность и которая занимает большую долю всего нашего участка.

Еще Рехенберг (1852) охарактеризовал лесное пространство между Б. Иком и Сакмарой как „возвышенную равнину". Относительно происхождения этого пенеплена имелось два мнения: „Некоторые геологи допускают, что Уральская возвышенность, особенно к югу от р. Белой (Каноникольский, Преображенский заводы), была захвачена наступлением мелового моря, отчего она и имеет вид возвышенной равнины (плато), рассеченной ныне крутыми долинами. Ее высота—от 400 до 800 м над уровнем моря. Но может быть это выравнивание произошло и путем размыва суши" (Неуструев, 1912). Позднее Неуструев (1931) решительно склонялся ко второму объяснению: „Континентальный размыв превратил южную оконечность (южнее р. Белой) Урала в равнинное плато, прорезаемое теперь глубокими долинами".

От р. Белой на север и к югу до линии Б. Муйнаково-Ак Юлова пенеплен так мало разрушен, что, только спустившись в глубокие ущелья рек, ущелья, где береговые кручи падают отвесными стенами (метров 100—200), по-настоящему становится понятно, что эта почти равнина высоко поднята над уровнем моря. При осмотре же с отдельных вершин видна сплошь закрытая лесом (80% лесистости) почти равнина с широкими раскатистыми редколесными сыртами[1], часто совсем лысыми на макушках. Сам Урал-Тау проходит в восточной части пенеплена. Здесь он невысокий и некрутой, лишь местами хорошо различимый хребет, на самой вершине суживающийся в острый гребень (урочище Казыр-елга).

На восток отсюда видны степные башкирские аулы, в синем дыму Ирендык, а на запад и северо-запад слегка волнистая поверхность пенеплена и далекие хребты за Белой. Но чаще вершина хребта широкая и ровная, незаметно сливающаяся с пенепленом, а к югу от перевала по дороге из Каноникольска в Верхне-Иткулову (между хут. Кормовой и уроч. Тяка-Сукканом) Урал-тау скоро пропадает совсем.

К югу от линии Б. Муйнаково-Ак Юлова (у Неуструева: Б. Муйнаково—Акчурина, у Рехенберга: от истоков Касмарки) пенеплен накло-

[1] Название „сырт" употреблял еще Эверсманн (1840): „сырт—возвышенность, составляющая разделение вод". Более точное определение заволжских сыртов (в отличие от тянь-шаньских) находим у Ивченко (1907): „тип увалов с плоскими вершинами носит название сырт" и у Неуструева (1931:) „возвышенность без ясного подножия есть сырт".

няется к Сакмарской долине; сильно разрушенный он входит в степь сыртами, отдельно размытыми сопками, буграми (Урал-тау здесь уже не проходит).

Самая значительная система южных сыртов—водораздел рек Куруила и Сакмары—тянется рядом высоких хребтов до самого поворота Сакмары на запад (у д. Гумаровой) и носит название Шайтан-тау (у Рехенберга—хребет Дзяу-Тюбя). „Шайтан-гора—местность какая,—рассказывают местные жители:—здесь внизу тихо, а послушаешь—шумит Шайтан-гора. Там зимой бураны, метели завсегда" (снегу на Шайтан-тау бывает так много, что еще в конце второй декады мая 1932 г. были видны белые пятна снегов среди темнозеленых дубрав по северным склонам). С вершин Шайтан-тау куда ни глянь—сырты, долы, сопки. Равнины нет, она разрушена; сырты и долы занимают равноправное положение. Горизонт замыкается на плосковерхних сыртах по правильной окружности, лишь на юге прорывающейся на несколько кругов вдаль.

Водораздел между Куруилом и Касмаркой занят широким плоским сыртом, мало разрушенным и значительно пониженным по сравнению с Шайтан-тау.

Рехенбергом указывается, что третий отрог Южноуральского пенеплена служит водоразделом между реками Касмаркой и Идяшем и четвертый, состоящий из ряда сыртов,—водоразделом между Идяшем и Зиргаишем.

Северная, хорошо сохранившаяся часть пенеплена почти целиком занята лесной зоной, переходящей на западной окраине в широколиственную лесостепь, а на восточной—в березовую. Южная же, разрушенная часть пенеплена представляет в основном широколиственную лесостепь. Все остальное пространство нашего участка, занято увалистой степью. При этом конечно лесная и степная зоны проникают друг в друга, главным образом в пограничной лесостепной полосе, но маленькие колки леса можно встретить и в степи, так же как и пятна степи в лесной зоне.

III. ОБЗОР НЕКОТОРЫХ ЯВЛЕНИЙ В НЕЖИВОЙ И ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Прежде чем перейти к описанию отдельных станций и биоценозов, мне кажется уместным дать обзор некоторых явлений в неживой и живой природе. Нужно оговориться, что большая часть наблюдений приходится на лесную зону.

О самом основном—климате мы знаем очень немного, так как старых метеорологических станций в этой местности не было, а организованная при Канском опытном лесничестве работала с перебоями и записи ее у меня имеются только за неполные 1928 и 1929 гг.

Зима

Зазимки в центральной части лесного пенеплена (наиболее знакомого для меня) начинаются еще в октябре, но окончательно снег ложится в начале ноября. В степи, к востоку и западу от Уральской возвышенности, зима приходит позже. Уже лежит снег в Каноникольске, давно белеет макушка Масима за Белой, а приезжающие из Сакмарских степей башкиры рассказывают, что у них „снегу—духу даже нет, пыли даже нет". Снегу на восточном склоне Уральской возвышенности выпадает вообще меньше, чем на самой возвышенности и в Предуралье. Это относится не только к южной оконечности, но ко всему Южному и Среднему Уралу, судя по заметкам Рычкова, Сабанеева, Берга, Уральской фенологической комиссии и др. Мелкосне-

Месяцы	1928 г.			1929 г.		
	Сумма температур		осадки	Сумма температур		осадки
	1-я дек.	2-я дек.	3-я дек.	1-я дек.	2-я дек.	3-я дек.
Январь	— —	— —	— —	—180,0 3,3 мм	—189,0 17,6 мм	—225,8 —
Февраль	— —	— —	— —	—210,1 мм 20,2 мм	183,0 4,0 мм	180,7 10,4 мм
Март	—174,6 6 мм	—146,1 2,8 мм	— 42,6 0,0	—102,4 34,6 мм	— 90,1 17,8 мм	— 59,8 28,9 мм
Апрель	— 13,8 27,3 мм	— 26,5 19,3 мм	+ 34,7 25,9 мм	— 22,5 35 мм	— 18,3 18,2 мм	+ 32,2 8,4 мм
Май	+ 39,8 15,5 мм	+108 5,3 мм	+108 25,2 мм	+ 87,2 1,2 мм	+136,9 6,1 мм	+102,7 11,9 мм
Июнь	+ 89,9 25,7 мм	+143,5 17,9 мм	+157,2 14,4 мм	+ 226,5 10,3 мм	+203,5 22,5 мм	+236,9 24,5 мм
Июль	+147,0 6,7 мм	+179,9 38 мм	+201 18,9 мм	+ 207,6 1,9 мм	+194,7 9,2 мм	+204,0 16 мм
Август	+155,2 7,7 мм	+137,8 41,3 мм	+118,2 29 мм	— —	— —	— —
Сентябрь	+168,3 25,2 мм	+147,4 17,2 мм	20,5 мм	— —	— —	— —
Октябрь	+ 12,2 41,5 мм	+ 16,5 21,9 мм	+ 10,6 0,5 мм	— —	— —	— —
Ноябрь	—	—	—	—	—	—
Декабрь	—	—	—	—	—	—

жицей восточного склона Сабанеев (1872, 1875) объяснял перекочевки козуль, лосей и других зверей с западного склона на восточный. Эта же мелкоснежица восточного склона повидимому сохранила козуль от окончательного истребления на востоке Южноуральской оконечности; по словам местных охотников в Прибельских широколиственных лесах, где снега глубже, чем на востоке, их не было никогда.

На лесном пенеплене снегу ложится так много, что встречным саням разъехаться можно лишь там, где есть второй след, иначе приходится распрягать лошадей. Снег лежит рыхлым и пушистым до самой весны и не осаживается, так как оттепели зимой не бывает.

К январю он становится настолько глубоким, что подниматься на сырты, переходить через узкие глубокие долы многочисленных ручьев и речек становится так трудно, что ружейная охота (главным образом здесь охотятся на глухарей) почти прекращается до образования наста и подходит лучшая пора для капканщиков, пользующихся волчьими и лисьими тропинками по гребням сыртов.

Морозы редко спускаются ниже 20—25°. В особо суровые зимы они держатся на уровне 30—40°. Симон (1910) указывает даже, что несколько дней в году температуры в долинах спускаются до 50°, а на сыртах—до 44°. В суровые и малоснежные зимы на горных реках и ручьях образуются такие большие наледи (наслуды), что иногда

приходится прорубать в наледях каналы по нескольку километров, чтобы можно было сплавлять лес.

Маленькие речки и ручьи почти целиком становятся ледяными, и хариус—наиболее характерная рыба быстрых горных источников—резко уменьшается в числе после холодных, малоснежных зим.

В некоторые зимы гибель захватывает и птиц. В суровую зиму 1929 г. гибли главным образом прикочевавшие снегири и чечетки, а не местные.

Морозы меньше 37° птичками еще переносились, но когда подошли еще больше, то лесорубы и лесники, приезжавшие в лесничество, стали привозить замерзших снегирей и чечеток и рассказывали, что птички падали на полете мертвыми в снег.

Вот несколько заметок из дневника, относящихся к зиме 1929 г. (Каноникольск):

„2 февраля. Мороз — 38,8°. Снегурушка (Pyrrhula pyrrhula ♀) сидит за окном, прижавшись к стеклу, и замерзает. Испугавшись проходивших ребятишек, она отлетела и через несколько шагов упала мертвой в снег..."

„25 февраля — 39,2°. Птички мерзнут опять. Лесники привезли мне двух замерзших чечеток (Acanthis flammea) и одного снегиря. У чечеток резко выдалась грудная кость; ни в зобу ни в желудке ничего нет, у снегиря — семена ольхи и зерна овса.

Глухари и тетерева большую часть дня сидят закопавшись в снегу".

В марте, когда большие морозы уже прошли, ослабевшие и больные птички продолжали погибать. Последний раз мертвых чечеток, подобранных на лесовозной дороге, мне привезли 1 апреля. Больных и ослабевших снегирей лесорубы приносили в избушки, отогревали и кормили; по большей части они все же не оставались в живых.

Суровость зим и обилие снегов в горно-лесном районе (пенеплене) объясняют бедность зимней фауны птиц (в видовом отношении). Лишь сосновые боры выделяются относительным богатством орнитофауны. В Каноникольске и других поселках на лесном пенеплене, где мне приходилось бывать, бросалось в глаза отсутствие овсянки (Emberiza citrinella)—вероятно в связи с отсутствием гумен и овинов. Нет зимняков, многочисленных в начале зимы в степи; не встречал ни подорожников, ни пуночек, ни чижей.

В борах много корольков (Regulus regulus), отмеченных Снегиревским (1929) в Ильменском заповеднике очень редкими, а в селах синиц—гораздо больше, чем воробьев (зимуют оба).

Весна

Эверсманн был прав, говоря, что в Оренбургском крае не бывает нашей среднерусской весны. Она приходит так быстро, бурно и дружно, а тянется так недолго, что кажется лето растопило снега. Первый период ее на лесном пенеплене почти зимний; он продолжается в среднем первых две декады апреля, удерживающие отрицательную температуру. Глубокие снега от дневного яркого солнца и сильных ночных морозов так настовеют, что лошади с возами идут напрямик. На прудах еще лед, и пролетные нырки и утки садятся на лужи выступившей поверх льда воды. Характерным для этого периода является прилет грачей (5. IV. 1929 в Каноникольск), белой трясогузки (11. IV. 1932—Крепостной), зяблика (12. IV. 1929—Каноникольск) и отлет снегирей, происходящий в последние дни второй декады апреля (наблюдения 1929 г.).

С последней декады апреля наступает + температура, быстро нарастающая. К началу мая стаивают глубокие снега, и последний весенний период характеризуется жаркими, почти летними днями, но даже в конце мая возможны возвраты холодов, когда вдруг забелеет земля, как в зазимок.

27. V. 1929 подула северка, в 3 часа дня пошел снег и к вечеру все побелело. В 9 часов вечера мороз — 2°, а утром 28 мая — 4°. Снег лежал весь день.

Симон (1910) сообщает о гибели целых деревьев в бывшем Вознесенском бору (х. Иргизла): „23. V. 1898 мороз убил столько сосновых деревьев, что на 175 десятинах из числа 532 сухостойных, морозобойных деревьев 35% пришлось на этот день".

О поздних морозах в последних днях мая и в первых июня (ст. стиля) упоминал Эверсманн (1866), когда в Оренбурге стрижи падали на улицы, так что их можно было брать руками.

Райский (1913) сообщал о морозах в середине или конце мая 1901 г., во время которых под Оренбургом померзли почти все щурки. Вообще поздние возвраты холодов катастрофически губят насекомоядных птиц. Нынче (1933) во время холодных перемежавшихся со снегом дождей, ливших непрерывно в течение недели (конец мая и начало июня) в Западной области (с. Алексино), находили много погибших, вероятно от голода, ласточек и стрижей. В некоторых селах и деревнях ласточек почти не осталось.

Запаздывание прилета, зацветания и всех других явлений как в живой, так и в неживой природе, наблюдаемое на Уральской возвышенности и хорошо видное на изофенах (Труды фенологической комиссии Уральского общества любителей естествознания, 1929), огибающих Урал, замечается и на его южной оконечности.

В конце апреля 1929 г. (28. IV) на лесном пенеплене, в Каноникольске, был хороший санный путь, но как только мы перевалили через Урал-тау (из Каноникольска в Верхне-Иткулову), на его восточном склоне, в присакмарских березниках, снег стал быстро убывать, скоро остался один ледок на дороге, а близ Иткуловой, на границе со степью, снег виднелся лишь по оврагам, и на сыртах паслись лошади на старой траве.

К сожалению у меня есть только отрывочные наблюдения 1929 г. о наступлении тех или иных фенологических явлений: 1) в Предуральской степи — пункт с. Мраково, 2) в лесном пенеплене — пункт с. Каноникольск, 3) в Присакмарской степи — пункт д. Верхне-Иткулова.

Мраково	Каноникольск	Верхне-Иткулова
25. III прилетели грачи (сообщено Пашковым)	4. IV видел первых грачей в Каноникольске	
7. IV прилетели жаворонки и скворцы (сообщено Пашковым)	Ни жаворонков ни скворцов в возвышеннолесном районе не встречал	
13. IV вскрылся Б. Ик	18. IV Кана начинает ломать лед ниже мельницы	
	28. IV около Каноникольска в бору глубокий выше колена снег	29. IV ночью за Верхней-Иткуловой встретилось несколько хомяков, бродивших по степи
	10. V первое кукование кукушки	3.V первый бой перепела
		5.V первое кукование кукушки

Начало лета почти совпадает с календарным — с началом июня. Запаздывания фенологических явлений на лесном пенеплене по сравнению с лесостепью западного и восточного склонов (не говоря уже о степи) наблюдаются и летом.

Например Lilium martagon 4. VI. 1929 в борах около Каноникольска еще не начинала цвести, за перевалом через Урал-тау (по дороге Каноникольск — В.-Иткулова) цветение в полном разгаре, а на следующий день (5. VII) на Ирендык-тау я видел только отцветавшую саранку (L. martagon).

Южноуральское лето часто бывает чрезвычайно сухим и жарким. Засуха начинается в степи, и здесь в знойные дни на степные озерки и галичные отмели Сакмары прилетают стайки куликов.

На озерки кулики начинают летать часов с 10—11 и кончают к 4—5 по наблюдениям в начале июля 1929 г. на Сюрюк-Куль-Баше. Красноножки (Tringa totanus) и веретенники (Limosa limosa) стоят у самой воды или бродят у берега, забравшись в воду по брюхо. Плавунчики (Phalaropus lobatus L.) опускаются на середину озерца и плавают как миниатюрные чирята. Кроншнепы (Numenius arquatus) и чибисы (Vanellus vanellus) почти всегда стоят в 2—3 шагах от воды, реже у самой воды. В такие же знойные дни встречал стайки куликов на галечных отмелях Сакмары.

Кроме красноножек и веретенников здесь бывали стайки чернышей (Tringa ochropus) и перевозчиков (Actitis hypoleucos), но эти два последних куличка попадались небольшими стайками (не больше 10).

Спасаясь от зноя, выводки степных луней (Circus macrurus Gm.) и пустельги (Cerchneis tinnunculus) забираются в тень по углублениям красных глинистых обрывов.

Засуха, захватившая степь, и сопровождающее ее увядание растительности перекидываются затем в леса, захватывая сначала сырты, редины и елани, а потом и густые леса. Перестают бить родники, высыхают ручьи. В засуху 1931 г. Белая так обмелела, что тростник (Phragmites communis) остался на сухом месте, в 6—8 м от воды. От обсохшего тростника тянулись к Белой длинные (по 6—8 м) плети, местами укоренявшиеся и дававшие отростки, и, дотянувшись, ложились на воду и словно пили ее, как длинные зеленые змейки.

На сыртах жара и ночью почти не уменьшается; в логах и долинах по вечерам много холоднее. Здесь мы наталкиваемся на известное явление — инверсию температуры, вызывающее нарушение нормальной вертикальной зональности в растительном покрове[1]; более теплолюбивая растительность (широколиственные породы) располагается над сосново-березовыми тугайными лесами и, что в особенности характерно, над сероольховой уремой, куда в засуху прибивается вся птица, начиная от глухарей и вальдшнепов и кончая зябликами и лесными коньками (Anthus trivialis); конечно в это время здесь многочисленны и хищники, особенно Astur gentilis, Accipiter nisus, Falco subbuteo.

Пожары, всегда сопровождающие засуху, особенно опасны для зверей и птиц в борах. Может быть отчасти поэтому они летом поражают бедностью своей фауны.

Вследствие засухи листопад начинается очень рано, еще летом. 4.VIII.1929 я уже видел желтые листья. Желтеют липы, светлеют

[1] Берг, Основы климатологии, 1927.

березы... Уже слышны уходящий по сухим опавшим листьям рябчик и шумно взбирающиеся по косогору глухарята...

И опять, как в конце весны, неожиданно появляются среди самой сильной жары заморозки. 25. VII. 1929 частично померзла ботва на картошке и полностью Impatiens noli tangere.

Симон (1910) указывал, что в Вознесенском бору около 20—25 июня (старого стиля) опять появляются заморозки в —1, —2,5°.

Осень

Конец августа, начало сентября, как и в средней полосе РСФСР (Станчинский, 1927), можно считать началом осени.

Показываются стайки пролетных Erolia minuta, Erolia alpina, Erolia ferruginea, Phalaropus lobatus. В некоторые годы появляются многочисленные стаи Nucifraga caryocatactes macrorhynchos Brehm.

Наступают заморозки у уровня травяного покрова (31. VIII. 1929), начинают желтеть лиственницы (4. IX. 1929). С половины сентября подымаются на сосны и лиственницы глухари, и начинается охота с подхода.

С начала октября или с конца сентября — с появлением более сильных заморозков и сбиванием тетеревов в стаи — разгар охоты на тетеревов с чучелами.

Собирание в стаи и миграции

В конце лета и начале осени в жизни птиц наблюдается важное явление — собирание в стаи. Это касается не только птиц, улетающих далеко от нас, но и зимующих, причем у последних встречаются стайки, состоящие или из одного вида (глухари, тетерева, клесты и др.) или сборные.

Обыкновенно наблюдались такие комбинации:

Урема (сероольховая, березово-ольховая и ильмово-осокоревая): 1) Sitta europaea baicalensis Tacz., 2) Certhia familiaris, 3) Parus major L., 4) Parus atricapillus rossicus (Fed.), 5) Aegithalos caudatus caudatus (L.).

Стайки не всегда состоят из всех пяти видов, часто некоторые выпадают, иногда кочуют врозь по одному виду.

Чечетки (Acanthis flammea flammea (L.) и снегири (Pyrrhula pyrrhula pyrrhula (L.) кочуют по уреме обыкновенно отдельными стайками.

Боры и смешанные сосново-лиственные леса (береза, осина)

Чаще всего наблюдались смешанные стайки из: 1) Parus major L., 2) Parus atricapillus rossicus (Fed.) и 3) Regulus regulus (L.).

Довольно редко к ним присоединяются здесь Sitta europaea baicalensis Tacz., Certhia familiaris и Pyrrhula pyrrhula (L.); иногда вместе с синицами и корольками кочует большой дятел Dryobates major (L.).

Снегири (Pyrrhula pyrhula pyrhula (L.) обыкновенно кочуют отдельными стайками, клесты (Loxia curvirostra curvirostra L.), глухари (Tetrao urogallus grisescens) и тетерева (Lyrurus tetrix viridanus Lor.) кочуют всегда отдельными стайками.

В березниках гораздо реже, чем в борах, кочуют большие синицы, гаички и длиннохвостые синицы в смешанных стайках.

Тетерева, чечетки и снегири — отдельными стайками.

Интересно, что видовой состав зимних стай мало изменяется от Полесья до Урала в близких друг другу лесных ассоциациях. Для иллюстрации приведу несколько записей, сделанных в Березинском заповеднике и Речицком полесье.

Черноольховая топь, 27. X. 1929.

Sitta europaea, Certhia familiaris, Parus major, Parus palustris, Aegithalos caudatus.

10. XI. 1929—те же и отдельные стайки Acanthis flammea, Pyrrhula pyrrhula и Chrysomitris spinus.

Вересковый бор

10. XII. 1929—1) Lophophanes cristatus + Regulus regulus; 11. XI. 1929—2) Sitta europaea + Parus atricapilus + Parus palustris + Lophophanes cristatus + Dryobates major + Regulus; 3) Dryobates minor + Parus major + Pyrrhula pyrrhula.

Речицкое полесье

Олес (черноольховая топь) Андруга: 4.XI.1930. Sitta europaea + Parus major + Pyrrhula pyrrhula, отдельно стайки Chrysomitris spinus.

В одну стаю повидимому собираются экологически близкие птицы, кормящиеся одним и тем же.

Стаи из нескольких видов сохраняются и при далеких перелетах. Всем известны сборные стаи уток, нырков и куликов, при этом у них также создаются разнообразные комбинации.

Карамзин (1901) наблюдал на пролете Acanthis cannabina в смешанных стайках с чечетками, овсянками, зябликами и вьюрками, а Cynchramus schoeniclus — с обыкновенными овсянками, зябликами и коноплянками.

Гроте (1919) иногда наблюдал вьюрков вместе с зябликами и овсянками.

Огромные (в несколько сот штук) стаи зябликов и овсянок (Emberiza citrinella) я наблюдал в Смоленской губ. (11.IV.1927), такие же стаи зябликов, вьюрков и овсянок—в Полесье (2.IV.1928), в Башкирии (Юлук, 10.IV. 1932) видел большие стайки пролетных вьюрков и овсянок, остановившихся на березах среди аула, а под вечер еще более многочисленные (повалил шапками снег) смешанные стайки вьюрков, овсянок и чечеток; днем по уреме вдоль Темясовской дороги летели большие синицы (Parus major) и снегири (Pyrrhulla pyrrhula).

Вероятными причинами, заставляющими собираться в стайки зимующих у нас птиц и зверей (помимо неизвестных для нас, заставляющих собираться в стаи не только птиц и зверей, но и рыб, лягушек и др.), является взаимопомощь для отыскивания пищи, для возможности скорее заметить врага [хищники, совы и сорокопуты (из зимующих у нас) почти никогда не соединяются в стайки — разве в исключительных случаях] и может быть даже для согревания в большие морозы.

Миддендорф (1869) отмечал наблюдение М. Клюра (Discovery of the North-West Passage, 1856) над зайцами, которые „стадами в 150 и более штук (вероятно они жили большими толпами ради теплоты) подобно северным оленям при своих странствованиях плотно утаптывали снег“.

Кобельт пишет: „Северные олени и мускусные быки умеют защищаться от ужасов непогоды весьма своеобразным способом и притом не по одиночке, а целым стадом. С началом зимы олени начинают держаться более тесными стадами, чем раньше; животные плотно прижимаются друг к другу, и вокруг них образуется густое облако тумана, которое является результатом их испарений в холодном воздухе и несколько защищает их от холода“.

У Иохельсона (1898) есть интересное замечание о том, как „для экономии тепла белки собираются в общество, скапливаясь в одно

гнездо по 8—10 штук, греют друг друга и своим слабым дыханием состояния полусна отапливают общественный дом".

Сушкин наблюдал (1914), как „при внезапно наступившем холоде и метели 6 и 7 августа даурские галки сбились было в сотенные стаи, как это делают и обыкновенные галки с наступлением холодов, но с наступлением теплых дней эти стаи опять разделились на более мелкие".

Птицы и звери, объединившиеся в стаю, начинают кочевать (кочуют стаи или одиночки, семьи кочуют гораздо реже и у очень немногих видов), при этом размах и направление кочевок определяются разными причинами.

Для некоторых причину можно видеть в невозможности отыскать пищу на старых местах, — так складывается дело к концу осени у глухарей, забравшихся далеко на юг в широколиственные леса с полным отсутствием сосны. Им поневоле приходится отлетать на север, на довольно большое для глухаря расстояние, так как ближайшие боры отстоят от крайних пунктов глухариных гнездовий на 60 км.

Для других — в поисках и перемене корма на более лучший или более обильный: тетерева откочевывают на хлеба, залетая в степь и надолго задерживаясь в тугайных лесах нижней Сакмары („дикие куры к нам зимой прилетают с гор", говорили казаки и украинцы), а в прошлом спускались еще дальше на юг, где Карелин (1875) находил их у ст. Антоновской, в 200 км южнее Уральска.

Размах откачнувшихся стай и размеры их увеличиваются, когда к нехватке корма присоединяются излишек снега и холода.

Чечетки, снегири, корольки, свиристели—вероятные представители этой группы зимующих у нас птиц. Сатунин (1907) заметил в Закавказье, что „в суровые зимы в степи стрепета собираются в громадном количестве, встречаются и дрофы. В мягкие зимы стрепетов бывает значительно меньше, а дрофы и вовсе не показываются".

Интересно, что такие далекие кочевки, а часто и настоящие перелеты идут по пути расположения таких стаций, где птицы могут достать себе корм, и которые очень близко напоминают гнездовые стации.

(Поэтому является необходимым по-моему отмечать не только гнездовые стации, но и стации, где птицы делают остановки, — составлять биоценотические списки в их сезонном аспекте, пользуясь термином геоботаников.)

Чечетки (Acanthis flammea) как при осенне-зимней кочевке с севера на юг, так и при обратной (весенней), более быстрой, летят в нашем участке главным образом по восточному Зауралью, придерживаясь полосы присакмарских сплошных и колковых березников и уремы... Тем же путем летят весной вьюрки и овсянки — очень часто в объединенной стайке. Корольки (Regulus regulus) строго держатся центральной боровой полосы и встречаются здесь в большом количестве.

Зимняки (Buteo lagopus) почти не показываются на лесном пенеплене с глубокими снегами и незначительными редкими полями и многочисленны в малоснежной степи и лесостепи востока и юга.

Поползень (Sitta europaea baicalensis Tacz.), как показал Бостанжогло (1911), поздней осенью и зимой „спускается долиной Урала, на всем почти протяжении одетой древесной и кустарниковой растительностью, и доходит до устьев реки, где Карелин встречал его в садах под Гурьевом. Никаких указаний на появление поползня в низовьях Волги не имеется, что находит свое объяснение в разобщенности

самой дельты реки с уремой более северных частей ее долины, которая, как известно, на всем своем южном протяжении является совершенно лишенной всякой древесной растительности".

Пуночки (Plectrophenax nivalis L.) кочуют, как известно, по большим проезжим дорогам, где они могут найти себе корм.

Зависимость между кочевками и местами питания, наблюдаемая зимних птиц, повторяется и у настоящих перелетных.

Еще Миддендорф (1869) указывал, что „определенные пути перелета обусловливаются этой зависимостью перелетных птиц от необходимых для них мест питания".

Он же приводил как пример Charadrius morinellus, „тянущую вдоль гребней горных хребтов, а не вдоль морских берегов, как ее близкие по гнездам гиперборейские товарищи (Squatarola helvetica и Tringa platyrhyncha" [1]).

Вальдшнепы на пролете останавливаются в своей гнездовой стации — в лесу, а когда пролетают степью, то делают остановки в садах, колочках, кустарниках.

Райский (1913) указывал, что по пути, проходящем реками Ибеттой, Каргалой и Илеком, пролетные вальдшнепы держатся исключительно долины этих рек, но здесь это легко объясняется характером местности: „только здесь встречается древесная растительность".

Fringilla montifringilla останавливаются в Монголии (Тугаринов, 1932) в маленьких куртинах ильма по балкам. Можно сказать, что птица и на пролете до последнего держится своих „родных стаций" или близких к ним и лишь в крайнем случае, при отсутствии таких стаций, останавливается в чужих, несвойственных (А. Н. Формозов видел вертишейку в солончаках на берегу моря и зеленого дятла в степи).

Теоретически можно предположить, что если на пути пролета какого-нибудь вида стации, где бы он мог добывать себе пропитание, суживались и уменьшались, то и фронт движущегося вида должен был бы соответственно сузиться и уплотниться. Идеальной пролетной магистралью для птиц, связанных с лесом, был бы горный лесной хребет среди пустынь. Тугаринов (1930) называет Хинган одним из наиболее важных пролетных путей Северной Азии.

Эверсманн (1848) объяснял обильный пролет по долине Яика (Урала) в южном его течении тем, что Яик протекает здесь по „голым пустынным степям", а Северцов (1880) замечал: „...là où les steppes kirghiz se changent en dèsert, que des oiseaux de passage (a quelques exceptions prés) traversent par un petit nombre de routes, surtout le long des rares cours d'eau".

Южный Урал вклинивается зимним снеговым полуостровом в лесостепь и степи Предуралья и Зауралья, куда гораздо раньше приходит весна, и птицы или пересекают Уральскую возвышенность почти без остановок или обходят ее, что хорошо видно на изопиптезах.

Батманов (1929) указывал, что весной 1928 г. наблюдалось две перелетных волны: одна с юго-запада, другая—на востоке с юга, т. е. в обход Уральской воззышенности.

Только птицы, связанные с водой, придерживаются на пролете речных долин, да и то, когда долины этих рек — хорошие кормовые места.

---

[1] Можно заметить относительно Cheradrius morinellus, что весенний пролет ее не может наблюдаться в сколько-нибудь заметном количестве в Средней России, потому что здесь нет подходящих мест для их остановок; в то же время они большими стайками останавливаются в асканийских степях на целый месяц: длительные остановки вероятно объясняются тем, что они в это время линяют.

Может быть отсутствием подходящих мест для остановок (помимо гибели за время перелета и зимовки) объясняется известный факт отсутствия или крайне незаметного, немногочисленного пролета некоторых видов весной и многочисленного осенью, или наоборот.

Сакмара, которую Зарудный (1888, 1897), Сушкин (1908), Гроте (1919) считали вместе с Уралом главными пролетными путями Оренбурской Башкирии, является ими только в нижнем восточно-западном течении и только весной; совсем мало нырков и уток летит долиной Сакмары осенью, а по верхней Сакмаре и весной.

Пролета по Белой (в пределах нашего участка) почти нет совсем: летят только немногие — крохали, нырки и утки, остающиеся летовать, и очень редко и понемногу — лебеди и гуси.

Это объясняется характером долины Белой — узкого ущелья, сжатого отвесными скалами.

Широкая долина Б. Ика более благоприятна для остановок, и птицы летит здесь больше, но, поднявшись вверх по Ику, птица упирается в горно-лесную страну и летит вместе с большинством остальных пролетных нырков и уток через Уральскую возвышенность, прямо с запада на восток, делая остановки на Каноникольском и Зилаирском прудах, на верхней Сакмаре и на Толкас-Куле, но огромное большинство летит, не останавливаясь, за Ирендык — на зауральские озера.

На остановки несомненно влияет погода: нырки, поганки и утки останавливаются на Каноникольском пруду в сырую туманную погоду (тяжелее лететь) в гораздо большем количестве, чем в ясную сухую.

Карамзин (1901) указывал, что птицы пользуются попутным ветром, что грачи и ласточки всегда прилетают с теплым юго-западным ветром, что в тихую погоду птицы летят высоко, а при значительном ветре — низко.

Бостанжогло (l. c.) отмечал, что „ненастная погода задерживает их иногда, скопляя у берега моря целые тучи птиц“.

(Окончание в следующем выпуске.)

РЕФЕРАТЫ И РЕЦЕНЗИИ

Проф. Натали В. Ф. Генетика. Учебник для высших педагогических учебных заведений, Государственное учебно-педагогическое издательство, Москва, 1934 г., стр. 270. Тираж 15 000 экз. Цена 3 р. 25 к.

Рецензируемая книга является первым опытом написания учебника по генетике, специально предназначенного для подготовки преподавателей биологии. Введение генетик как самостоятельного курса в педвузах, подготов яющих педагогов-би логов, является чрез ычайно важным и насущным мероприятием. Учителя-биологи последних классов школ (не говоря уже о техникумах) должны согласно с имеющимися программами достаточно подробно знакомить учащихся с элементарными основами генетики. Зачастую им приходится проводить и практические з нятия по генетике. Во всех этих случаях необходима основательная предварительная ориентировка в вопросах генетики, Педагоги-биологи, окончившие вуз еще до введения в пединституты курса генетики, знают, насколько остро им необходимы знания генети и и насколько трудно получить их путем самообразования [1].

Роль генетики в общем комплексе биологических знаний в подготовке будущих преподавателей биологии быстро растет. Эта роль увеличивается еще тем, что генетика имеет чрезвычайно большое зна ение для правильного решения вопросов эволюционной теории. Из сказанного вытекают те задачи, которые должны лежать в основе курса генетики, написанного специально для педагогических учебных заведений. С одной стороны, это должен быть учебник, дающий умелый подбор и ясное изложение фактического материала, накопившегося в генетике, с другой—должно быть уделено особое внимание тем главам генетики, которые трактуют вопросы, смежные с другими разделами биологии (механика ра вития, эволюционное учение). Достаточно подробно должны быть изложены также и основы антропогенетики, особенно существенной для педагогов.

Учебник В. Ф. Натали представляет собой в основном удачное введение в генетику. В нем мы находим изложение генетики, начиная с законов Менделя и кончая рядом новейших открытий. В этом смы ле книга написана на уровне наших современ ых генетических знаний. Материал, приводимый в значительной части книги, впервые вводится в советскую генетическую литературу. Свежесть фактического материала является несомненным достоинством учебника Натали.

Наряду с этими достоинствами учебник нелишен и ряда недостатков. Однако необходимо с самого начала отметить, что приводимые ниже недостатки не могут служить препятствием к использованию рецензируемого учебника в качестве руководства для биологических отделений педвузов. Мы на них останавливаемся исключительно для того, чтобы при вероятном переиздании учебника таковые были устранены.

Сначала несколько замечаний о строении учебника. Автор не сумел на наш взгляд достаточно правильно распределить фактический материал. Соотношение разделов учебника не соответствует удельному весу трактуемых вопросов. Глава „Видовые гибриды и химеры“ по размеру соответствует главе, посвященной „Генетике, селекции и эволюции“, включающей в себя проблемы широчайшего значения.

В результате мы имеем относительно подробное изложение явлений межвидовой гибридизации при одновременно беглой трактовке генетико-эволюционных вопросов и отсутствии специальн й главы об антропогенетике, которой отводится всего 6 страниц в главе „Развитие менделизма и гибридологический анализ“. В случае переиздания учебника раздел, посвященный генетике, селекции и эволюции, должен быть изложен значительно подробнее и дол на быть введена самостоятельная глава об антропогенетике, однако без сокращения интересной главы по межвидовым гибридам.

Следующее замечание касается методики подачи материала в учебниках генетики. Практика преподавания генетики и использование хороших учебников вроде учебника Синнот и Денн показали необходимость для успешного усвоения проходимого мате-

[1] Педагоги-биологи, не получившие знания генетики в вузе, принуждены восполнить этот пробел путем прохождения практических курсов генетики в лабораториях генетики научно-исследовательских институтов и вузов. Такая возможность однако имеется далеко не у каждого педагога.

риала приложение к каждой главе контрольных вопросов, а также задачника. Отсутствие в книге В. Ф. Натали и того и другого является несомненным пробелом.

Использование новых фактических данных осуществляется не везде умело.

Автор излишне много места отводит сугубо специальным открытиям (инертная часть хромосом) и подробно излагает ряд таких экспериментов, научная ценность которых весьма сомнительна (опыты Гольдшмидта и Иоллоса).

Между тем ряд важных новых достижений упущен совсем, например работа Штерна по цитологическому доказательству перекрёста.

Наиболее неудачным следует признать изложение основ биометрии и освещение ряда вопросов, связанных с вариационной статистикой. Основы вариационного ряда изложены в учебнике неудовлетворительно. Читатель не получает правильного представления о том, что дают среднее арифметическое и средние квадратическое отклонения для характеристики ряда. Так например среднее арифметическое представлено числом неименованным. Нигде не указ на связь между величиной σ и возможной колеблемостью ряда. В результате в разделе, трактующем о соответствии эмпирически полученного расщепления с теоретически ожидаемым, дается неверный метод сравнения. В тексте указывается, что если вероятная ошибка значительно больше разницы между теоретически ожидаемым и опытно полученным, то разница не реальна, в то время как следовало бы указать, что достоверным считается та разница, которая превышает свою утроенную ошибку. Кроме того автор среднюю ошибку в данном случае почему-то называет вероятной ошибкой, хотя это отнюдь не тождественно. Так как биометрии уделено относительно мало места, то следовало особо тщательно формулировать каждое отдельное положение и дать студенту предельно ясное представление о значении и смысле величин M, m, σ и C.

Существенным недостатком является также небрежность в определении ряда основных понятий генетики. Так например на стр. 75 говорится одновременно и о теории чистоты гамет и о гипотезе чистоты гамет. На стр. 254 говорится о законе Гарди, на стр. 263 о правиле Гарди. На стр. 140 дается оценка теории гена Гольдшмидта как „очень плодотворной", а на стр. 226 указывается, что ни за ни против теории гена Гольдшмидта нельзя привести никаких фактов, и т. д. Даже в одной и той же таблице (стр. 158) сначала идет речь о складчатом горохе, а затем о морщинистом. Неверным является пример, приводимый автором в гл. XII в доказательство того, что инбридинг на отца является более быстрым методом огомозигочивания. Бык Фаворит, на которого ведется инбридинг, в родословной, даваемой автором, несомненно не является гомозиготом, и поэтому скрещивания его с дочерью, внучкой и т. д. отнюдь не являются путем огомозигочивания, а могут лишь рассматриваться как путь воссоздания генотипа Фаворита в потомстве.

Неправильно толкуется автором термин автогенез, якобы означающий взгляд на мутационный процесс как на „процесс изменения гена, зависящего только от внутренних причин и совершенно независимого от внешней среды" (стр. 8).

Подобное понимание автогенеза, взятое автором у Филипченко, ложно, ибо автогенез означает эволюцию, происходящую на основе закономерностей, заложенных внутри организма.

В заключение отметим, что в кратком (слишком кратком!) списке „наиболее важных иностранных изданий" упомянута книга Иоллоса (Jollos W., Variabilität, Modifikation, Mutation, Vererbung erworbener Eigenshaften, Berlin), насколько нам известно, еще не вышедшая в свет.

Изобилие опечаток и отсутствие даже списка таковых — явление, совершенно недопустимое в учебниках.

Н. Шапиро

Ответственная редакция: **А. М. Быховская, М. Л. Левин и А. Н. Северцов**

Принят изд-вом 11.XII.1934 г.
Сдан в производство 17.XII.1934 г.
Подписан к печати 31.I.1935 г.

Редактор отдела периодики З. И. Берман
Техн. редактор Е. Н. Болдырева
Выпускающий С. А. Соловьев

Уполн. Главлита Б—2469 Биомедгиз 25 Форм. 72×105 1/16. Кол. л. 13 1/4 п. л. 18,5 авт. л
Емк. л. 62 000 зн. Заказ № 1955 Тираж 2000

15-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, М. Дмитровка, 18.